

ANALYSE DER ARTISOLIERENDEN PARAMETER
IM GESANG DES FITIS (PHYLLOSCOPUS T. TROCHILUS L.)
MIT UNTERSUCHUNGEN
ZUR OBJEKTIVIERUNG DER ANALYTISCHEN METHODE

DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

vorgelegt von

HANS-WOLFGANG HELB

aus Chemnitz

1972

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 10.Mai 1972

Dekan: Prof.Dr.K.JACOBS

Erstberichterstatter: Prof.Dr.E.TRETZEL

Zweitberichterstatter: Prof.Dr.D.MATTHES

Veröffentlicht

im

JOURNAL FÜR ORNITHOLOGIE

Band 114, 1973: S.145-206

Aus dem I. Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg und dem Fachbereich Biologie
der Universität Trier-Kaiserslautern

Analyse der artisolierenden Parameter im Gesang des Fitis
(*Phylloscopus t. trochilus*) mit Untersuchungen
zur Objektivierung der analytischen Methode

Von Hans-Wolfgang Helb



Digitized by the Internet Archive
in 2026



JOURNAL FÜR ORNITHOLOGIE

Band 114

1973

Nr. 2

J. Orn. 114, 1973: S. 145—206

Aus dem I. Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg und dem Fachbereich Biologie
der Universität Trier-Kaiserslautern

Analyse der artisolierenden Parameter im Gesang des Fitis (*Phylloscopus t. trochilus*) mit Untersuchungen zur Objektivierung der analytischen Methode^{*)}

Von Hans-Wolfgang Helb

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	146
2. Material und Methoden	147
2.1. Zur Wahl des Versuchstiers	147
2.2. Der Gesang des Fitis	147
2.3. Untersuchungsgebiet	148
2.4. Versuchszeit	148
2.5. Material	149
2.6. Methoden	151
2.7. Zur Versuchsdurchführung	153
3. Allgemeine Beobachtungen	154
4. Der Strophenabstand im Fitis-Gesang	156
4.1. Der Strophenabstand als Zeichen des Erregungszustandes	156
4.2. Beziehungen zwischen Singwarte und Strophenabstand	157
4.3. Die Kontinuität der Strophenabstände	158
4.3.1. Jahreszeitliche Variationen der Kontinuität	159
4.3.2. Tageszeitliche Variationen der Kontinuität	160
4.4. Die Dauer der Strophenabstände	161
4.4.1. Jahreszeitliche Unterschiede im Strophenabstand	162
4.4.2. Der Strophenabstand im Tagesverlauf	163
4.5. Kontinuität und Dauer der Strophenabstände unter Berücksichtigung meteorologischer Faktoren	164
5. Akustisches und motorisches Verhalten ungereizter Fitis	167
5.1. Jahreszeitliche Verteilung der Verhaltensweisen	167
5.2. Tageszeitliche Verteilung der Verhaltensweisen	168
5.3. Der Einfluß meteorologischer Faktoren auf die sechs häufigsten Verhaltensweisen	169

^{*)} Veränderte Fassung einer von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg genehmigten Dissertation.

	Seite
6. Akustisches und motorisches Verhalten gereizter Fitisse	171
6.1. Das Verhalten nach Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe	171
6.1.1. Einteilung und Beschreibung der Reaktionen	171
6.1.2. Jahres- und tageszeitliche Verteilung vier häufiger Reaktionen	174
6.1.3. Die Verkürzung der Strophenabstände	175
6.1.4. Die Häufigkeit verschiedenartiger Reaktionen	176
6.1.5. Reaktionsstärke, Dauer der Strophenabstände und Zahl der Reaktionen	
a) in jahreszeitlicher Verteilung	177
b) in tageszeitlicher Verteilung	178
6.1.6. Die Reaktionsstärke in Abhängigkeit vom Vortest-Verhalten und von	
meteorologischen Faktoren	178
6.2. Die reaktionsauslösende Wirkung der Klangattrappen	179
6.2.1. Veränderung des Strophenaufbaus	180
6.2.2. Zeitliche Änderung der Strophenlänge	185
6.2.3. Zur Bedeutung der Intensität	186
6.2.4. Veränderung der Strophenfrequenz	187
6.2.5. Zur Bedeutung der Elementform	187
6.2.6. Der Einfluß von Lautäußerungen artfremder Vögel	188
6.3. Gleichzeitiges Angebot optischer und akustischer Attrappen	189
7. Diskussion	191
Zusammenfassung — Summary	196
Literatur	200
Anhang	203
Tab. 2: Die reaktionsauslösende Wirkung der untersuchten Klangattrappen	203
Abkürzungen	206

1. Einleitung

Ein Problem, das der Nachrichtentechnik heute noch erhebliche Schwierigkeiten bereitet, ist die Zeichenerkennung. Von der Natur ist sie bereits mit großer Vollkommenheit gelöst worden. So kommt der Analyse der biologischen zeichenerkennenden Systeme in den letzten Jahren erhebliche Bedeutung zu. In den Mittelpunkt des Interesses rückte die Frage, welche Informationen der Vogelgesang enthält und welche Parameter des Gesangs für die Artisolierung wichtig sind, kurz die Frage, woran ein Vogel den Gesang seiner Artgenossen erkennt.

Mit der Analyse artisolierender Gesangsparameter beschäftigten sich schon verschiedene Untersuchungen: DILGER (1956) an nahverwandten Drosselarten (*Catharus*, *Hylocichla*), THÖNEN (1962) an Mönchsmeisen (*Parus montanus*), THIELCKE (1962) an Baumläufnern (*Certhia familiaris*, *C. brachydactyla*), STEIN (1963) und LANYON (1963) an Tyranniden, THIELCKE & LINSSENMAIR (1963) an Laubsängern (*Phylloscopus collybita*, *Ph. trochilus*), ABS (1963 a, b) an Ziegenmelkern (*Caprimulgus europaeus*, *C. ruficollis*) und Lerchen (*Galerida cristata*, *G. theklae*), TRETZEL (1965) bei der Heidelerche (*Lullula arborea*), BUSNEL & BREMOND (1961, 1962) und BREMOND (1962, 1964, 1965, 1966, 1967, 1968 b) am Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*), BREMOND (1968 a) am Zaunkönig (*Troglodytes troglodytes*), TSCHANZ (1968) bei Trottellummen (*Uria aale*), HUTCHISON, STEVENSON & THORPE (1968) an der Brandseeschwalbe (*Sterna sandvicensis*), BEER (1969) bei Möwen-Küken, THIELCKE (1969) und OTTO (1970) an Meisen (*Parus ater*, *P. major*), THIELCKE (1970) bei der Goldammer (*Emberiza citrinella*), G. SCHUBERT (1971) beim Zilpzalp (*Phylloscopus collybita*).

Die Lautäußerungen des Fitis (*Phylloscopus t. trochilus* L.) fanden bis auf eine kurze Gesangsbeschreibung und der Mitteilung von sog. Zilpzalp-Fitis-Mischsängern erst in letzter Zeit stärkere Beachtung (M. SCHUBERT 1967, G. & M. SCHUBERT 1969).

Die Frage nach den artisolierenden Gesangsparametern war beim Fitis vor Beginn meiner Versuche noch nicht untersucht worden.

Die vorläufigen Ergebnisse dieser Analyse habe ich in einer unveröffentlichten Staatsexamensarbeit (1969) zusammengefaßt. Als meine Untersuchungen schon weit fortgeschritten waren, erhielt ich Kenntnis von der Arbeit M. SCHUBERTS (1969 b). Im Januar 1970 überließ mir Herr Dr. Schubert freundlicherweise ein Exemplar seiner unveröffentlichten Dissertation zur Einsichtnahme.

Im folgenden werden mit Hilfe neuer Versuchsmethoden und Bewertungsmaßstäbe die Parameter des Fitis-Gesangs analysiert. Dazu wird auch auf tages-, jahreszeitliche und meteorologische Abhängigkeiten der Reaktionsbereitschaft und verschiedene Verhaltensweisen, besonders des Gesangsverhaltens des Versuchstiers eingegangen.

2. Material und Methoden

2.1. Zur Wahl des Versuchstiers

Voraussetzung für die Parameter-Analyse ist, daß das Versuchstier (= Vt.) in seiner näheren Umgebung den Gesang eines Artgenossen mit aggressiv motiviertem Verhalten beantwortet. Dies trifft beim Fitis zu. Der Gesang des ♂ dient der Verteidigung eines in Besitz genommenen Reviers gegen artgleiche Rivalen und der Anlockung des ♀. Wird der Gesang irgendeines Fitis innerhalb des Reviers vom Tonband vorgespielt und damit ein eingedrungener Rivale vorgetäuscht, so äußert der Revierbesitzer durch verschiedenartige und verschieden intensive Reaktionen sein aggressives Verhalten. Aus Art und Stärke der Reaktion des Vt. läßt sich feststellen, in welchem Maße eine experimentell veränderte Klangattrappe noch als arteigenes Signal beachtet und wann sie nicht mehr als Artgesang erkannt wird. Daraus können wiederum Rückschlüsse auf die Bedeutung der einzelnen Gesangsparameter gezogen werden.

Weitere Gründe für die Wahl des Vt.: Fitis sprechen deutlich und differenziert auf Klangattrappen (= Attr.) an. Der Gesang ist strophig aufgebaut. Die Strophen sind ziemlich gleichartig gestaltet und bestehen aus einfachen, gleichförmig angeordneten und reinen Lauten. Deshalb können Tonbandaufnahmen auf elektronischem Wege künstlich gut nachgebildet und durch Cuttern leicht zerlegt werden. Die Aufnahme des Gesangs ist tontechnisch zufriedenstellend möglich. Strophen und Strophenteile lassen sich über Lautsprecher gut wiedergeben, denn sie bewegen sich im Frequenzbereich von 2—8 kHz, den die meisten Lautsprecher gut und mit der erforderlichen Intensität bei gleichzeitiger Verzerrungsarmut abstrahlen. Fitis sind wenig scheu, und ihre Häufigkeit erlaubt es, jede Attr. an einer großen Zahl von Individuen zu testen.

2.2 Der Gesang des Fitis

Er besteht aus einer Folge von Strophen, die verschiedene Charakteristika aufweisen (Abb. 1):

Die Strophe enthält verschiedene Phrasen (a—e), die teilweise durch Einzelelemente (E 8, E 14) verbunden werden. Zwei bis mehrere gleiche Elemente bilden eine Phrase (Phrase a: E 1—4). Die Elemente folgen in relativ gleichmäßigem Abstand aufeinander, wobei die Pau-

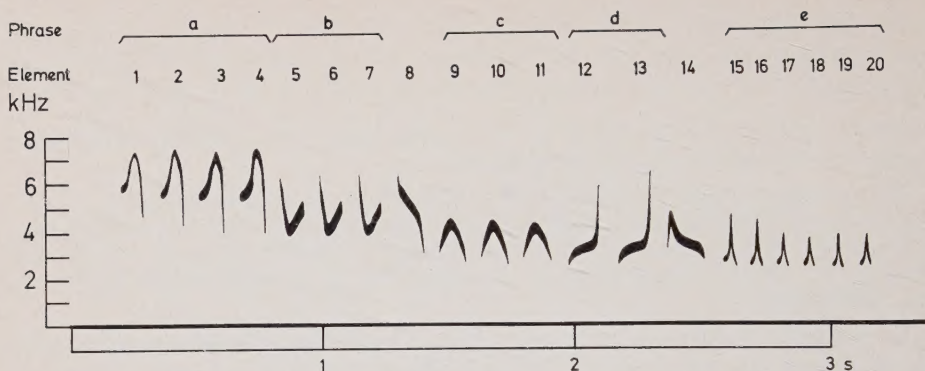


Abb. 1. Sonagramm einer typischen Fitis-Strophe mit Gliederung in Phrasen und Elemente (aufgenommen am 10. 5. 1967 bei Erlangen).

sen zwischen den einzelnen Elementen (im folgenden „Elementabstände“ genannt) fast gleich sind, die Länge der Elemente aber teilweise stark variiert. Die Frequenzmodulation der Elemente zeigt im Sonagramm häufig dach- oder V-förmige Verläufe. Scharfe, kurze Laute fehlen dem Fitis-Gesang praktisch völlig.

Die Frequenz der Elemente wird mit fortschreitender Strophe immer niedriger. Die ersten Elemente (6—8 kHz) werden meist verhältnismäßig leise und im Crescendo vorgetragen. Im mittleren Strophenbereich (E 5—13) entwickelt der Gesang den stärksten Schalldruck. Gegen Ende der Strophe klingen die Elemente (2—4 kHz) wieder leiser aus.

Die Anzahl der Elemente pro Strophe variiert in Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren wie v. a. des Erregungszustandes stark; sie liegt beim Normalgesang zwischen 15 und 20 (durchschnittliche Strophenlänge etwa 3 sec). Bei manchen Fitisen gehören aus noch nicht näher bekannten Gründen auch Doppelstrophen zum Repertoire. (Weitere Einzelheiten bei THIELCKE & LINSINMAIR 1963, M. SCHUBERT 1967.)

2.3. Untersuchungsgebiet

Meine Untersuchungen führte ich in den weitläufigen Kiefernforsten Mittelfrankens durch: 1967, 1968 und 1970 (vereinzelt) in der näheren Umgebung Erlangens, 1970 und 1971 im Steigerwald-Gebiet nördlich von Neustadt/Aisch. 1969 wurden keine Versuche unternommen.

Die größten Populationsdichten erreichte der Fitis in Kiefernshonungen. Die etwa 20-jährigen Aufforstungsflächen waren meist mit Roteichen (*Quercus rubra*), Birken (*Betula pendula*) oder Lärchen (*Larix decidua*) schwach durchmischt und enthielten eine $\pm$ dichte Grasdecke, auf Blößen und in Randlagen auch Flächen von Heidekraut (*Calluna vulgaris*).

2.4. Versuchszeit

Beobachtungen und Messungen zum experimentell nicht beeinflussten Verhalten der Vt. wurden vom Ankunftstag (Anfang bis Mitte April) bis zum Wegzug (Ende August bis Oktober) durchgeführt, über den ganzen Tag verteilt, in extremen Fällen von 3.30 bis 21.00 Uhr. (Systematische Kontrollen v. a. 1968.)

Die Untersuchung der Attr. begann ich erst 1—2 Wochen nach Ankunft der Vt. im Brutgebiet, da die erfolgte Revierbesetzung und die damit verbundene Bereitschaft zur Revierverteidigung unbedingte Voraussetzungen für die Durchführung der Versuche sind. Bis spätestens 28. Juni stellte ich die Versuche ein. Das Einsetzen der Vollmauser (Ende Juni — Mitte Juli) machte sich nämlich in der Reaktionsbereitschaft der Fitisse nachteilig bemerkbar. Im Juli und August erfolgten nur noch einige Tests zu Vergleichszwecken.

1967 (2. 6.—24. 7.): Voruntersuchungen, erste Tests.

1968 (8. 4.—29. 8., Tests ab 17. 4.) und

1970 (12. 4.—6. 7., Tests ab 21. 4.): systematische Untersuchungen.

1971 (1.—7. 6.): ergänzende Nachuntersuchungen.

Auch der tageszeitliche Rhythmus der Vt. spielte eine Rolle. So erwiesen sich die ersten Morgenstunden, die Mittagszeit und die Abendstunden wegen der auffallend verminderten Reaktionsbereitschaft für Tests als ungeeignet. Deshalb begann ich meine Versuche frühestens um 5.30 Uhr. Auf dem Vormittag lag der Schwerpunkt der Überprüfungen. Zwischen 13.00 und 14.00 Uhr wurden überhaupt keine Versuche unternommen. Die zahlenmäßig geringeren Nachmittagsversuche endeten spätestens um 18.30 Uhr.

2.5. Material

Das experimentell nicht beeinflusste Verhalten registrierte ich bei ca. 650 Fitissen.

Die Tests mit Attr. wurden im Freiland an insgesamt etwa 380 verschiedenen Individuen unternommen, wobei ca. 70 % der Vt. nur für eine Untersuchung herangezogen worden sind. Die übrigen Vt. wurden zwei- oder dreimal, in wenigen Ausnahmefällen bis zu sechsmal getestet (in Abständen von mindestens 4 Tagen, um Gewöhnungen an die Testsituation auszuschließen).

Der Umstand, ob ein revierbesitzendes ♂ verpaart oder unverpaart war, blieb ohne Berücksichtigung, da in Gesangsaktivität und sonstigem Verhalten keine Unterschiede festzustellen waren, auch nicht in der Reaktionsbereitschaft auf akustische Attrappen.

In ca. 1800 Versuchen testete ich 72 verschiedenartige Attr. Die einzelnen Attr. spielte ich nicht gleich häufig vor; im Durchschnitt wurde jede in 25 Versuchen überprüft.

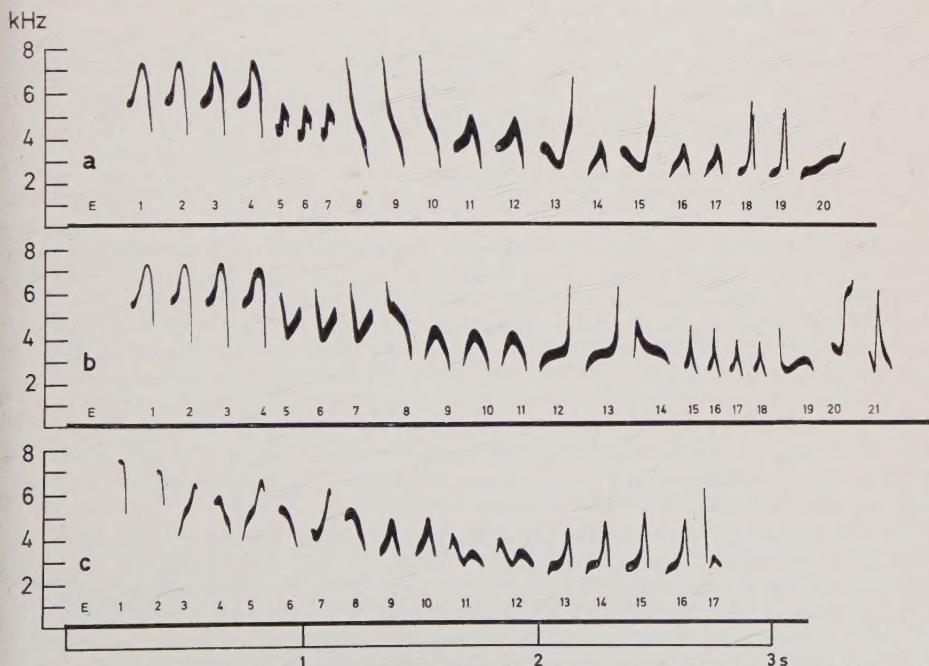


Abb. 2. Fitis-Originalstrophen 11 (a), 12 (b) und 13 (c). (Aufnahmen aus der Umgebung von Erlangen).

Unter einem Versuch wird das einmalige Vorspiel einer Attr. verstanden. Innerhalb einer Versuchsserie wurden demselben Vt. zwischen 1 und 10 Attr. gleichbleibender, meist aber verschiedener Art vorgespielt (in der Regel 4). Das Vorspiel erfolgte in Abständen von durchschnittlich 5 min. In dieser Zeit hatte das Verhalten der Vt. den versuchsbedingten Charakter verloren und sich wieder normalisiert.

Die Dauer einer Versuchsserie betrug in der Regel etwa 30 min. (Im Bereich von 20—50 min lagen ca. 88 % der Tests.)

Zu einem Versuch bzw. einer Versuchsserie gehörten regelmäßig der sog. Vortest (= VT) mit der Beobachtung des experimentell noch nicht beeinflussten Vt., der gesamte Aufbau des Versuchs, das Überprüfen der Attr. im sog. Haupttest (= HT) und die Kontrolle des Vt. nach Beendigung der Versuche im sog. Nachtest (= NT). (Weitere Angaben zur Versuchsdurchführung siehe Abschnitt 2.7.)

Die 59 Attr. artigen Gesangs entstammten 6 Fitis-Strophen von 5 verschiedenen Individuen, wobei der Schwerpunkt auf 2 Strophen lag, die in ihrem Charakter stark differieren. Strophe 11 (Abb. 2a) diente als Materstrophe für 37 Attr. Die Originalform dieser Strophe wurde besonders häufig getestet, da ihre reaktionsauslösende Wirkung als Maßstab für alle anderen Untersuchungen verwendet wurde. Veränderungen dieser Strophe erfolgten nicht nur durch Cuttern, sondern auch mittels Tongenerator, durch elektronische Synthesen und durch Veränderungen des Tempos und der Frequenz. 12 Attr. fertigte ich aus Strophe 13 (Abb. 2c) an. Aus den Strophen 12 (Abb. 2b) und 17 stellte ich je 3, aus den Strophen 14 und 16 je 2 Attr. her.

Auch 5 Imitationen von Fitisstrophen durch andere Vogelarten wurden getestet. Diese stammten von Rotkehlchen, Sumpfrohrsänger (*Acrocephalus palustris*), Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*) und Schamadrossel (*Copsychus malabaricus*). Für Kontrollversuche wurden 8 Attr. anderer Vogelarten verwendet, nämlich von Zilpzalp, Buchfink (*Fringilla coelebs*), Blaukehlchen (*Luscinia svecica*), Rotkehlchen und Goldammer.

Die Aufnahmen der verwendeten Vogelgesänge wurden mit einem Tonbandgerät KUDELSKI NAGRA III und einem Kondensator-Mikrophon SENNHEISER MKH 405 gemacht, wobei für Freilandaufnahmen das Mikrophon an einen GRAMPIAN Parabol-Reflektor (60 cm ϕ) montiert war. Die bevorzugt benutzte Strophe 11 wurde am 10. 5. 1967 bei Erlangen aufgenommen, mit 19 cm/s Vollspur, hier ausnahmsweise auf Bandtype AGFA PE 31. Alle übrigen Aufnahmen und Überspielungen wurden auf BASF LGS 35 bzw. LP 35 gemacht. Künstliche sinusförmige Laute stellte ich mit einem Tongenerator RC, Type SRN der Firma ROHDE u. SCHWARZ her. Für elektronische Synthesen der Strophe 11 unter Berücksichtigung technischer Parameterveränderungen benutzte das Institut für Kommunikationswissenschaften der TU Berlin neben einem Tongenerator und anderen Geräten auch Hoch- und Tiefpaßfilter. Veränderungen des zeitlichen Ablaufs dieser Strophe ohne gleichzeitige Veränderung der Frequenz und umgekehrt führte die Firma BASF AUTOMATION Heidelberg mit ihrem Gerät System 2002 durch. Das Vorspiel der Attr. geschah über einen kleinen Rundlautsprecher (GRUNDIG Type 7012/001, 0,5 W, 5 Ohm, Korbdurchmesser 8,5 cm), der frei, d. h. ohne Box zur Vermeidung von Resonanzen und zur Bedämpfung der tieferen Störfrequenzen, aufgehängt war und über ein 30 m langes Kabel aus dem Wiedergabeverstärker eines Tonbandgerätes UHER REPORT 4000 L gespeist wurde. Die Attr. wurden bei Halbspur mit einer Bandgeschwindigkeit von 19 cm/s vorgespielt. Die Strophenabstände im Fitis-Gesang wurden mit einer HANHART-Stoppuhr gemessen.

Die Sonagramme der Attr. wurden mit einem SONAGRAPH (Modell 6061 A) der KAY ELECTRIC bei einer Filterbreite von 300 Hz hergestellt. Bei der Anfertigung von Attr. schnitt ich die Bänder stets im Winkel von 45°, da hierdurch gleitende Übergänge der Schnittstellen und damit sehr störungsarme Wiedergaben möglich waren. Eine Schnittführung von 90° zur Laufrichtung des Bandes, wie sie M. SCHUBERT (1969 b) angewendet hat, bewirkt einen unnatürlich harten und gehackten Charakter der Attr. und ruft, wie Vergleichstests gezeigt haben, eine verminderte reaktionsauslösende Wirkung des Testsignals hervor (s. Tab. 2,5).

Ausgefallene Tonbandabschnitte und experimentbedingte Pausen ersetzte ich nach Möglichkeit durch lauffreie Passagen der verwendeten Gesangsaufnahme. Dadurch erreichte ich einen naturgetreu gleichbleibenden Geräuschpegel innerhalb der gesamten Attr. Meistens diente aber unbelegtes Bandmaterial (BASF LP 35 und Signierband AGFA PE 31 S) zum Ausfüllen freier Stellen.

2.6. Methoden

Die bisherigen Methoden erscheinen mir sowohl in der Anordnung als auch vor allem in der Auswertung der Versuche nicht optimal.

Ich hielt es methodisch für außerordentlich wichtig, daß die akustisch vorgetäuschte Situation eines Reviereindringlings dem Vt. möglichst wirklichkeitsnah imitiert wurde. Die z.B. von M. SCHUBERT (1969 b) und G. SCHUBERT (1971) angewandte Methode, beim Test möglichst nahe an das Vt. heranzukommen und die Attr. direkt aus dem eingebauten Lautsprecher des umgehängten Tonbandgerätes wiederzugeben, entspricht dieser Forderung nicht. Die Begründung, daß sich das Abspiel über Zusatzlautsprecher als unnötig erwiesen hatte, kann ich nicht bestätigen. Dieses Vorgehen löste beim Vt. im Gegenteil oft Erregung (unruhiges Umherhüpfen, Erregungslaute) und phobische Reaktionen (Verlassen des Singplatzes, Änderung der Strophensintensität und -häufigkeit, Verstummen) aus und konnte damit eine unnatürliche Ausgangssituation für Versuche erzeugen.

Auch das Vorspiel von 20 bzw. 10 aufeinanderfolgenden Strophen als einer zusammenhängenden Attrappeneinheit (THIELCKE & LINSENMAIR 1963; THIELCKE 1962, 1969, 1970; M. SCHUBERT 1969 b; G. SCHUBERT 1971) stellt eine wirklichkeitsfremde Testsituation dar. Meine Beobachtung, daß z.B. eine relativ gut reaktionsauslösend wirkende Attr. meist nach dem ersten, spätestens aber nach dem zweiten Darbieten stark aggressives Verhalten beim Vt. bewirkt, bedeutet doch, daß zu diesem Zeitpunkt ein eingedrungener Artgenosse mindestens zum Verstummen gebracht, wahrscheinlich aber mit den Zeichen stärkster Erregung vom Revierbesitzer vertrieben worden wäre. In obiger Versuchsanordnung singt jedoch der „Kontrahent“ unbeeinflusst und nicht beeindruckbar konstant weiter, bei 10 Fitisstrophen ca. 70 sec lang! Das Ergebnis: Die Vt. zeigen deutliches Konfliktverhalten, weil ihre aggressionsmotivierten Reaktionen ohne Wirkung bleiben; sie erscheinen völlig „ratlos“; das gesamte akustisch und optisch wahrnehmbare Verhalten weist erhebliche Unterschiede gegenüber dem nach Vorspiel von Einzelstrophen auf.

Die Folgen dieser Methoden liegen auf der Hand: Nach 2—3 Versuchstagen waren gleiche Vt. adaptiert und zeigten keine positive Reaktion mehr (M. SCHUBERT 1969 b).

Zur Bewertung der Versuchsergebnisse wurden bisher zwei Verfahren verwendet. Nach wenigen und zum Teil nur ungenau umrissenen Kriterien trafen BUSNEL & BREMOND (1961, 1962), BREMOND (1967, 1968 a), THIELCKE & LINSENMAIR (1963) und THIELCKE (1962, 1969, 1970) ihre Aussagen. Etwas detaillierter verfuhr G. SCHUBERT (1971). Eine erhebliche Verfeinerung der Beurteilungsmöglichkeiten stellt dagegen die Reaktionsaufschlüsselung von M. SCHUBERT (1969 b) dar. Allerdings wird diese Methode dadurch wieder vergrößert, daß die zahlreichen Verhaltensweisen des Fitis in nur 5 Reaktionsklassen eingegliedert werden. Die bisher präziseste Methode erstellte TRETZEL (1965) mit einer 12stufigen Skala fortschreitender Reaktionsstärke, die gleichzeitig für eine Punktwertung herangezogen wurde.

Die von den beiden letztgenannten Autoren gewonnenen Reaktionsskalen beinhalten meiner Meinung nach 2 Nachteile: Zum einen sind die zahlreichen Verhaltensweisen der Vt. nicht eindeutig genug in eine Rangfolge zu bringen, die ihrer natürlichen Reaktionsstärke genau entspricht. Notwendigerweise muß eine solche Anordnung subjektiv bleiben. Zum andern, und dieser Einwand erscheint mir wichtiger, lassen sich einer nach steigenden Reaktionsstärken gegliederten Tabelle wohl qualitative Unterschiede einzelner Reaktionen entnehmen, aber nicht quantitative. Die Numerierung der Reaktionen entspricht nämlich mit Sicherheit nicht dem Vt.-gemäßen Bedeutungswert. So können zwei in der Skala aufeinanderfolgende Reaktionen sich um ein Vielfaches oder nur um ein Minimum ihrer natürlichen Wertigkeit unterscheiden.

Meine Methoden zielten darauf ab, das Experiment möglichst wirklichkeitsnah zu gestalten (s. Abschnitt 2.7.) und die Nachteile bisheriger Wertungsverfahren durch Auffinden neuer Beurteilungskriterien so weit wie möglich zu beseitigen. Es sollten Maßstäbe sein, die die Vt. durch ihr Verhalten selbst setzten und anboten, und die den Experimentator durch Messungen und Beobachtungen in die Lage bringen sollten, möglichst genaue und vor allem objektive Feststellungen treffen zu können.

Bei meinen Untersuchungen fand ich 5 Methoden, die diesen Forderungen entsprachen:

RQ-Wert:

Die absolute Häufigkeit der auf Vorspiel jeweils einer Fitis-Originalstrophe gezeigten einzelnen Reaktionen wurde mit der Anzahl der entsprechenden Reaktionen auf das jeweils einmalige Vorspiel bestimmter Attr. multipliziert, die Summe dieser Produkte durch die Anzahl der Versuche, die mit der betreffenden Attr. durchgeführt worden waren, dividiert. Das Ergebnis wird als *Reaktions-Quotient* (RQ) bezeichnet. Zur besseren Vergleichbarkeit wurden die RQ aller Attr. auch in Prozentangaben ausgedrückt (RQ der Fitis-Originalstrophe = 100 %; ermittelt aus 206 Versuchen an 145 Vt.).

Der RQ ist ein Maß für die *Kurzwirkung* einer Attr.

V/H-Wert:

Die Strophenabstände (= Länge der Pausen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Strophen) im Gesang des ungereizten und des nach einmaligem Vorspiel einer Attr. gereizten Vt. wurden als *Vortest* und *Haupttest* gemessen. Aus den beiden Mittelwerten wurde der Quotient V/H gebildet. Zur besseren Vergleichbarkeit wurde er auch in Prozent ausgedrückt (V/H der Fitis-Originalstrophe = 100 %).

V/H ist ein Maß für die *Lanzwirkung* einer Attr.

Dieser Methode liegt die Beobachtung zugrunde, daß sich steigende Erregung in einer zunehmenden Verkürzung der Strophenabstände (= SA) ausdrückt. Da ich tages- und jahreszeitliche Schwankungen im SA gemessen hatte, wurden nicht die absoluten SA-Werte nach dem Vorspiel einer Attr. benutzt, sondern ihre relative Verkürzung oder Verlängerung gegenüber den unmittelbar vorher am ungereizten Vt. festgehaltenen SA. Der daraus resultierende V/H-Wert lag je nach der Reaktionsstärke des Vt. $\pm$ über dem Wert 1. Bei fehlender Reaktion blieben die SA gleich (V/H = 1). Nur in einzelnen Ausnahmefällen verlängerte ein Vt. die SA und erreichte damit einen Wert unter 1.

RH-Wert:

Sämtliche Reaktionen, die das Vt. auf eine bestimmte Attr. zeigte, wurden einzeln, nach verhaltenskundlichen Gesichtspunkten geordnet, tabellarisch erfaßt. Die prozentuale Häufigkeit einer bestimmten Reaktion pro Versuch wird als *Reaktions-Häufigkeit* (RH) bezeichnet.

(Waren Reaktionen nach ihrer Bedeutung und Intensität zweifelsfrei einzugliedern, so wurden auch die Reaktionsstärken für Aussagen herangezogen, jedoch nie als systematischer Wertmaßstab.)

RM-Wert:

Aus der Zahl der verschiedenen Reaktionen (jede Reaktion wurde pro Versuch nur einmal registriert) auf das jeweils einmalige Vorspiel einer Attr. errechnete ich das *Reaktions-Mittel* (RM).

kR-Wert:

Zeigte das Vt. auf eine Attr. eindeutig nicht eine einzige Reaktion, so wertete ich den Versuch mit „keine Reaktion“ (kR). Die Häufigkeit wurde prozentual zur Zahl der Versuche angegeben.

Für Aussagen über die artisolierenden Parameter wurden vor allem die RQ- und V/H-Werte verwendet. Die Ergebnisse der RH-, RM- und kR-Werte zog ich ergänzend heran.

Als wichtigstes Merkmal aller 5 Methoden ist festzuhalten, daß unterschiedliche Werte jeweils verschiedene Reaktionsstärken des Vt. und damit verschiedene Auslösewirkungen der Attr. anzeigen.

2.7. Zur Versuchsdurchführung

Der Fitis besitzt die für vorliegende Untersuchung günstige Eigenart, daß er, meist gut sichtbar, über lange Zeit an exponierten Stellen als Singwarten sitzen bleibt und von hier seine Strophen vorträgt. In der Regel wurden Vt. gewählt, die ein — empirisch feststellbar — unerregtes Verhalten zeigten, d. h. von ihrer Singwarte mit mittlerer Intensität die Strophen ausgeglichen sangen.

Alle Beobachtungen und Messungen wurden während des Versuchs sofort in ein speziell entworfenes Protokoll eingetragen, das auf eine Programmierung der erfaßten Daten ausgerichtet war.

Vor test:

Beobachtung des Verhaltens des Vt. aus einer Entfernung, die mit Sicherheit ohne reaktionsauslösenden Einfluß war; dabei Messung von etwa 20, maximal 60 fortlaufenden SA (entspricht einem ununterbrochenen Gesangsabschnitt von minimal 4 min und maximal 12 min Dauer). Notizen über Datum, Uhrzeit, Versuchsgebiet und Witterung (die präzisen meteorologischen Daten übernahm ich später zum jeweiligen Untersuchungsgebiet und Versuchszeitpunkt aus den Unterlagen des Wetteramtes in Nürnberg).

Haupt test:

Aufbau des Versuchs. Aufhängen des Lautsprechers (= LS) ca. 10—20 m (seltener 5—30 m) vom singenden Vt. entfernt in ca. 1,7 m Höhe an Ästen meist randständiger Bäume. Die Öffnung des LS wurde auf die Singwarte gerichtet. Beobachtung aus 10—40 m Entfernung vom Vt. bei gutem Sichtfeld und ausreichender Deckung.

Beim Versuchsaufbau eventuell eingetretene Beunruhigungen ließ ich vor Beginn der Attr.-Tests erst abklingen. Der Zeitpunkt der Beruhigung war am Verhalten des Vt. und anhand der VT-Notizen festzustellen.

Fast jede Versuchsserie begann mit einem Kontrollversuch (s. SCHWARTZKOPFF 1963). Anlaß war die gelegentliche Beobachtung einer augenscheinlichen Stimulation durch fremdartige Geräusche (z. B. laufende Motoren), die entweder singende Vt. verstummen und darauf intensiver weitersingen ließen oder schweigende Fitisse zum Gesangsbeginn veranlaßten (vgl. TRETZEL 1965). Es sollte sichergestellt sein, daß das Vt. nicht auf jeden beliebigen akustischen Reiz, sondern allein auf die artkennzeichnende Wirkung einer Attr. reagierte. Als Kontrollsignale verwendete ich Einzelstrophen und Gesangsabschnitte (ca. 30 sec) von Vogelarten, die im Gebiet des Vt. nicht vorkamen, deren Gesang also fremd wirken mußte: Gesang von Blau-

kehlchen ($n = 50$), Goldammer ($n = 10$) und Zilpzalp ($n = 20$) führte zu keiner Reaktion. Beim Gesang des Rotkehlchens ($n = 95$) verstummten 3 Vt. für die Dauer des Vorspiels, um danach sofort wieder normal weiterzusingen. Diese Ergebnisse erwiesen sich für die Bewertung der eigentlichen Attr.-Versuche als sehr günstig.

Strophen derselben artfremden Gesänge wurden auch zwischen Versuche mit arteigenen Attr. eingestreut, um eine eventuelle Gewöhnung an akustische Reize oder die Schallquelle zu kontrollieren. Innerhalb des Testzeitraums lösten sie in keinem der Fälle ($n = 30$) eine Reaktion aus.

Im Protokoll wurden die Attr. und sämtliche motorischen und akustischen Reaktionen des Vt. festgehalten. Außerdem wurden vom Ertönen der Attr. bis zum Abklingen der Erregung des Vt. fortlaufend die einzelnen SA (ca. 15–50) notiert. Eine Beruhigung war in der Regel nach 2–6 min eingetreten. Solange hielt die an Intensität, Gestalt und Dauer der Strophen und an der Länge der SA erkennbare Erregung im Gesang des Vt. an. Die Feststellung von M. SCHUBERT (1969 b), daß „nach maximal 60 sec das normale Singverhalten wieder eingetreten ist“, trifft demnach nicht zu.

Auch nach negativ verlaufenem Attr.-Vorspiel wurde aus Sicherheitsgründen eine Pause von ca. 5 min bis zur nächsten Attr. eingehalten.

Die Wiedergabe der Attr. erfolgte immer während der Gesangspausen, da die Vt. auf ein Vorspiel während des Singens nicht reagierten.

Bei der Wahl der Wiedergabelautstärke spielten der Schalldruck der Attr., Stärke und Richtung des Windes und der allgemeine Geräuschpegel der Umgebung eine Rolle. Prinzipiell wurde angestrebt, dem Vt. einen mit mittlerer Intensität singenden Rivalen vorzutäuschen.

Nachtest:

Beobachtung des Verhaltens und Messung von ca. 20 fortlaufenden SA nach Beendigung der Versuchsserie.

Für die Überlassung des Themas dieser Arbeit sowie die jederzeit freundlichst gewährte Unterstützung und vielseitige Anregung möchte ich Herrn Prof. Dr. E. TRETZEL meinen herzlichen Dank aussprechen. Dank schulde ich auch meinem Bruder, Herrn Dr. H.-D. HELB, der mir half, mein umfangreiches Untersuchungsmaterial und die zahlreichen Fragestellungen in ein Programm einzuarbeiten, so daß eine beschleunigte Auswertung mit Hilfe des Computers im Rechenzentrum der Universität Erlangen-Nürnberg möglich war. Des weiteren danke ich Herrn Prof. Dr.-Ing. F. WINCKEL vom Lehrgebiet Kommunikationswissenschaft der Technischen Universität Berlin für die Anfertigung elektronisch nachgebildeter bzw. veränderter Fitis-Strophen, dem Wetteramt in Nürnberg für die freundliche Bereitstellung meteorologischer Daten und der Oberforstdirektion in Ansbach für die Genehmigung zur Benutzung gesperrter forsteigener Wege im Untersuchungsgebiet.

3. Allgemeine Beobachtungen

Benachbarte Fitis erkennen sich vermutlich individuell am Gesang. (Auch dem menschlichen Ohr ist nach kurzer Zeit eine Unterscheidung verschiedener Vt. nach Gesangsmerkmalen möglich.) Das Wechselsingen offenbart zudem eine Abstimmung und Angleichung von Nachbarn untereinander.

In den meisten Fällen verstummten während der Versuche sämtliche Nachbarn des Vt. In Einzelfällen begannen vorher ruhige Nachbarn mit verhaltenem Gesang. Etwas häufiger folgten sie in der Intensivierung der Gesangsstärke und der Verkürzung der

SA alternierend dem erregten Vt. Dieses Verhalten bekundete eine gewisse „Teilnahme“ an der experimentell bedingten Situation im Revier des Vt. Inwieweit davon wiederum das Vt. beeinflusst werden konnte, war nicht zu ermitteln, da Anzeichen fehlten. Die genannten Beobachtungen waren mit der Anlaß, daß ich aufeinanderfolgende Versuchsserien bei benachbarten Fitisen vermied.

In der Regel befanden sich während der Versuche keine anderen Vögel, weder artgleiche noch artfremde, in der Nähe des Vt. In 14 Situationen aber hatten sich Vögel, zufällig oder „aus Neugierde“, dem erregten Vt. genähert und wurden ohne Unterschied durch Anflug attackiert und vertrieben (z. T. mit Erregungslauten):

Im April Zilpzalp, Blaumeise (*Parus caeruleus*) und Girlitz (*Serinus serinus*), Anfang Mai zwei Fitis-♂, im Juni vier stumme Fitis (vermutlich ♀), Dorngrasmücke (*Sylvia communis*), Rotkehlchen, Kohlmeise, Schwanzmeise (*Aegithalos caudatus*) und Feldsperling (*Passer montanus*). In allen Fällen hatte das Vt. in dem Vogel ohne Beachtung der Artzugehörigkeit den Urheber der vorgespielten Attr. erblickt (vgl. Abschnitt 6.3.). Die jahreszeitliche Häufung dieses Verhaltens läßt sich vielleicht mit einer erhöhten Aggressionsbereitschaft nach eben abgeschlossener Revierbesetzung (April) und während der Aufzucht und Führungszeit der Jungen (Juni) erklären.

Verschiedene Fitis besaßen ein Revier, das außer dem dichten Jungbestand auch angrenzende Teile eines offenen Kiefernhochwaldes mit einbezog. Hier führten Attr., die in Schonungen u. a. mit einer Annäherung des Vt. in unmittelbare Nähe des LS beantwortet wurden, nie zu dieser Reaktion. Die Vt. hielten sich in diesen Fällen auf den untersten Ästen der Kiefern (in 8–15 m Höhe) auf und scheuten deutlich die durch kein Astwerk gedeckte Näherung zum LS.

Phobische Reaktionen wurden bei keinem der Tests beobachtet, weder auf die diversen Formen der Attr. noch auf variierte Wiedergabelautstärken.

Die Mauser (Beginn Ende Juni, Anfang Juli) wirkte sich so aus, daß Anfang Juli nur noch vereinzelte Fitis sporadisch und nicht mehr von den bisherigen Singwarten, sondern aus dem Innern der Schonungen sangen (vgl. ARMSTRONG 1963, M. SCHUBERT 1967). Die Reaktionsbereitschaft begann in extremer Form zu schwanken: Beim einen Vt. hatte selbst Fitis-Originalgesang keine reaktionsauslösende Wirkung mehr, von anderen wurde jede beliebige Attr. (auch Kontrollen mit Rotkehlchen-, Blaukehlchen- und Zilpzalp-Gesang) wahllos mit gleicher Reaktionsstärke beantwortet. Das Spektrum der Reaktionsmöglichkeiten wurde dabei stark eingengt: Bodennahes Umherhüpfen in LS-Nähe und die z. T. langen Reihen von Erregungslauten („huit“) bildeten die einzigen Reaktionen. Außerdem näherten sich meist gleich 2–4 Fitis gemeinsam, vermutlich ♂, ♀ und einzelne Junge. Revierfremde Fitis kamen nicht in Frage, da die Reviergrenzen bis zum Ende der Vollmauser erhalten bleiben.

Wenn Fitis-♀ überhaupt eine Bedeutung für die Revierverteidigung der ♂ besitzen, so ist diese offensichtlich recht untergeordnet, denn in allen Attr.-Versuchen antworteten nur ♂ mit Aggressionsbereitschaft. In 10 Fällen ließen sich zusätzlich ♀ mit Erregungsrufen vernehmen, blieben aber dabei stets verborgen. Daß das Verhalten der ♀ gelegentlich doch eine Rolle spielen könnte, möchte ich aus 2 Situationen folgern, als ♂ auf das Vorspiel einer Attr. bereits reagiert hatten, nach dem plötzlichen Einsetzen der weiblichen Erregungsrufe aber schlagartig noch einige Reaktionen anfügten und vor allem ihre SA nochmals zusätzlich deutlich verkürzten. Diese Feststellungen gilt es eventuell zu bedenken, wenn M. SCHUBERT

(1969 b) berichtet, daß er bei seinen Versuchen, unabhängig von der akustischen Attrappe, von den Fitis-♀ meist als Bodenfeind betrachtet und damit mit Erregungsrufen attackiert wurde.

Während sonst nie ein Zusammenhang zwischen Form der Attr. und der Antwortstrophen des Vt. festgestellt worden war, fielen in die Zeit der Mauser (5. 7. 68) die beiden einzigen Fälle eines Kontersingens (Identifizierung nach dem akustischen Eindruck): Ein Vt. brachte sofort zweimal die eben vorgespielte Attr. 13/11 (eine um jedes zweite Element verkürzte Strophe), das andere Vt. trug Attr. 13/21 (3fache Reihung der gedehnten Schlußphrase E 13—16) viermal (als 5., 6., 8. und 11. Antwortstrophe) täuschend ähnlich vor, allerdings mit einer Verkürzung der in der Attr. künstlich verlängerten Elementabstände, d. h. gewissermaßen in Anpassung an einen natürlicheren Strophenverlauf. (vgl. THORPE 1958, TRETZEL 1964.)

Die Überprüfung der Gesangsaktivität im Juli und August brachte unterschiedliche Ergebnisse. Während 1968 (bei Erlangen) kein Fitis mehr nach der Mauser zu singen begann, sangen 1971 (bei Neustadt/Aisch) einige Fitisse wieder sehr differenziert (vgl. M. SCHUBERT, 1967, für den Raum Berlin). Die Gründe für ein derartiges divergierendes Verhalten sind noch unbekannt.

4. Der Strophenabstand im Fitis-Gesang

4.1. Der Strophenabstand als Zeichen des Erregungszustandes

Neben verschiedenen motorischen und akustischen Verhaltensweisen sind beim Fitis auch die bisher noch nicht berücksichtigten zeitlichen Abstände der einzelnen Gesangstrophen Ausdruck des Erregungsgrades. Diese Tatsache bewiesen nicht nur die Attr.-Experimente, sondern auch zahlreiche unbeeinflusste Situationen.

So flog ein schon etwas erregt wirkender Fitis (Abb. 3), der einen erstaunlich konstanten SA von 7 sec einhielt, auf einen eingedrungenen, stummen Rivalen zu, jagte ihn aus dem Revier und kehrte auf den Singbaum zurück. Nun besaßen die SA über 5 min lang (7.00 bis 7.05 Uhr) konstant eine Dauer von 6 sec. Um 7.05 Uhr kehrte das Vt. zum vorherigen 7-Sek.-Abstand zurück, gegen 7.15 Uhr betrug der SA durchschnittlich 11 sec (Schwankung zwischen 9 und 13 sec). Bei einer nochmaligen Kontrolle um 10.45 Uhr sang das Vt. seine Strophen ruhig und gleichmäßig im Abstand von 11 sec.

Wenn man aus dem normalen SA des unerregten Fitis und dem durch den Rivalen ausgelösten SA einen Quotienten bildet ($11 \text{ sec}/6 \text{ sec} = 1,83$) (bei den Attr.-Untersu-

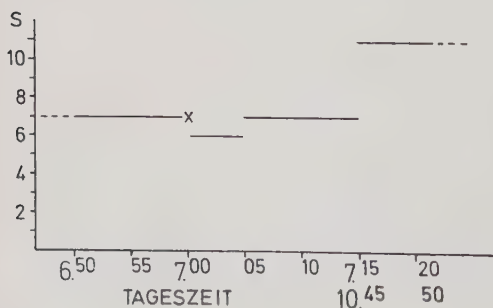


Abb. 3. Schematische Darstellung der Strophenabstände (in sec) am 9. 5. 68, 6.50 Uhr. Das Kreuz bezeichnet den Zeitpunkt der Attacke des revierbesitzenden Fitis auf einen Rivalen.

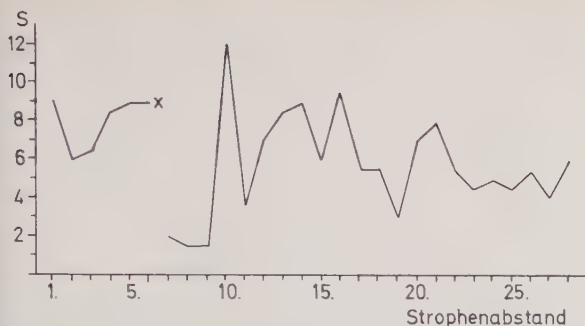


Abb. 4. Länge der Strophenabstände vor und nach Erregung eines Fitis durch ein Eichhörnchen am 17. 6. 68, 17.20 Uhr. (Das Kreuz bezeichnet den Beginn starker Erregung; Strophenabstände auf Abszisse numeriert.)

chungen wird er als V/H-Wert bezeichnet), so besagt dieser, daß hier die Erregung durch einen Reviereindringling zu einer Verkürzung des SA um fast das Doppelte geführt hat.

In einem anderen Fall konnte beobachtet werden, wie die Aktivität eines Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*) sich auf das Gesangsverhalten eines Fitis auswirkte (Abb. 4). Der verhalten singende Fitis wurde durch ein 4 m von ihm entferntes Eichhörnchen offensichtlich plötzlich erschreckt. Der Fitis blieb zwar an seinem Singplatz, reagierte aber mit einer sprunghaften Verkürzung des SA von 9 auf 2 bzw. 1,5 sec. Danach pendelte sich die Strophenfolge über längere und kürzere Abstände als Zeichen der abflauenden ersten Erregung allmählich auf einen Wert von ca. 5 sec ein (ab 22. SA). Der V/H-Wert betrug hier $8/5,7 = 1,40$, d. h. die reaktionsauslösende Situation bewirkte eine Verkürzung des SA um das 1,40fache. (Im Gegensatz zu den Versuchen mit Attr. benötigte hier das Vt. sehr lange Zeit, um nach dem Beginn der Erregung zu einem relativ gleichmäßigen SA zu finden.)

4.2. Beziehungen zwischen Singwarte und Strophenabstand

Die meisten Vt. besaßen nur einen Singbaum. In Schonungen waren exponierte Baumspitzen (Kiefern, Birken, Lärchen) bevorzugt. Standen einzelne Überhälterkiefen im Revier, so bildeten oft deren unterste Äste den Singplatz. Von ihm wurde der Gesang mit sehr gleichmäßigen SA vorgetragen. Die beiden Gesangsausschnitte in Abb. 5 geben mit der hier auftretenden maximalen Schwankungsbreite der SA von 1 sec (a) bzw. 1,5 sec (b) eine sehr kontinuierliche Gesangsfolge wieder.

Einzelne Vt. hatten 2 verschiedene Singbäume, deren offensichtlich unterschiedliche Bedeutung sich nach meinen Beobachtungen im SA am jeweiligen Singplatz äußerte. So sang ein Fitis (25. 6. 68, 8.20 Uhr) vom untersten Ast seines Singbaums am Hoch-

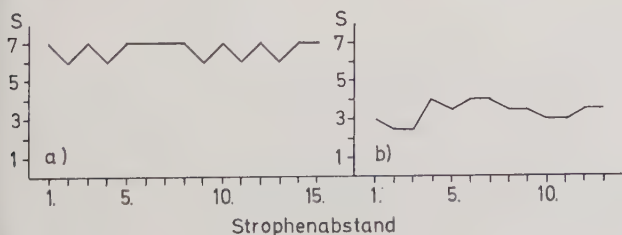


Abb. 5. Strophenabstände zweier Fitis:
(a) am 1. 6. 71 um 5.10 Uhr,
(b) am 13. 6. 68 um 8.50 Uhr.

waldrand (SB 1) mit einem SA von 11,9 sec. Nach dem Wechsel auf die Spitze einer 20 m entfernten, etwa 3 m hohen Kiefer in der angrenzenden Schonung (SB 2) pendelte sich der SA auf durchschnittlich 6,1 sec ein. Nach diesem Gesangsverhalten, das ich beim selben Vt. mehrmals beobachtet hatte, besaß SB 2 innerhalb des Reviers die zentralere Lage, was sich in einer größeren Verteidigungsbereitschaft ausdrückte. (vgl. auch Schlußbemerkung von Abschnitt 6.3.)

4.3. Die Kontinuität der Strophenabstände

Um unabhängig vom Mittelwert der SA einen Überblick über den Grad der Gleichmäßigkeit der SA, die Kontinuität, zu erhalten, ermittelte ich für fortlaufende Strophenfolgen jeweils die zugehörige normierte Differenz $\frac{\text{Max. (SA)} - \text{Min. (SA)}}{\frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n \text{SA}_i}$.

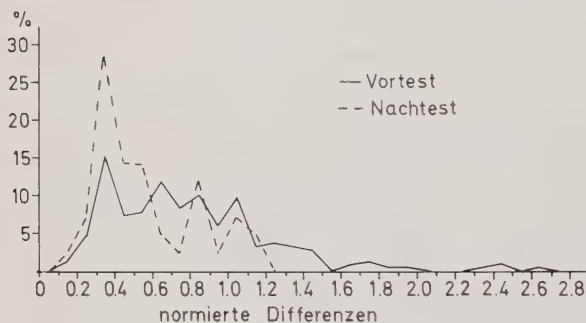


Abb. 6. Prozentuale Verteilung der normierten Differenzen (Differenz aus maximalem und minimalem Strophenabstands-wert einer fortlaufenden Strophenfolge, dividiert durch das zugehörige arithmetische Mittel) des Strophenabstandes im Vortest ($n = 345$) und im Nachtest ($n = 310$).

Die prozentuale Verteilung (Abb. 6) zeigt eine große Gleichmäßigkeit der SA im VT. 85,3 % der Werte liegen im Bereich einer normierten Differenz von 0,0 bis 1,2. Bei nur 5,2 % war die Schwankungsbreite erheblich größer (normierte Differenzen zwischen 1,6 und 2,7).

Die Werte der normierten Differenzen seien an zwei Beispielen veranschaulicht. Der Gesangsausschnitt in Abb. 5 (a) weist mit einem SA-Maximum von 7 sec und einem SA-Minimum von 6 sec sowie einem durchschnittlichen Abstand von 6,66 sec eine normierte Differenz von 0,15 auf. Für Abb. 5 (b) gilt: Max. 4 sec, Min. 2,5 sec, Mittelwert 3,33 sec, normierte Differenz 0,45.

Im NT hat die Gleichmäßigkeit der SA zugenommen, denn sämtliche Werte liegen innerhalb normierter Differenzen von 0,0 bis 1,2 (gegenüber nur 85,3 % der VT-Werte). Als besonders häufig tritt im NT der sehr niedrige Bereich einer normierten Differenz zwischen 0,3 und 0,4 auf (28,5 %).

Stellt man den Mittelwert sämtlicher normierter Differenzen des VT (0,743) und des NT (0,517) einander gegenüber, so zeigt sich: Die Gesangs-Gleichmäßigkeit nimmt im Verhältnis 10 : 7 zu, d. h. die erregungssteigernde Wirkung verschiedenartiger Attr. führte im NT zu einer gegenüber dem VT um das ca. 1,5fache vergrößerten Gleichmäßigkeit der SA (vgl. SA-Verkürzungsfaktor nach Fitis-Originalstrophen, Abschnitt 6.1.3.).

Aus diesem Ergebnis kann gefolgert werden, daß die erfolgreiche Abwehr oder das Verschwinden bzw. Verstummen eines vorgetäuschten Eindringlings beim Revierbesitzer eine Vereinheitlichung der SA (= Stereotypisierung des Gesangsverhaltens) bewirkt. Diese Aussage wird durch Beobachtungen bei der Revierverteidigung gegen tatsächliche Eindringlinge bestätigt (vgl. Abb. 3). Die gesteigerte Gleichmäßigkeit der SA dürfte damit zu erklären sein, daß das Gesangsverhalten des Fitis in solchen Situationen allein revierbeherrschend motiviert ist, und daß alle anderen Faktoren, die zusätzlich einen Einfluß ausüben könnten, momentan in den Hintergrund gedrängt sind. Der Regelmäßigkeit revierkennzeichnender akustischer Signale scheint demnach beim Fitis für die Revierverteidigung eine große Bedeutung zuzukommen.

4.3.1. Jahreszeitliche Variationen der Kontinuität

Sowohl jahres- als auch tageszeitliche Schwankungen in der Gesangsaktivität sind schon an verschiedenen Vogelarten untersucht worden (zusammenfassend M. SCHUBERT 1967, 265—266), ohne daß dabei die Gesangskontinuität berücksichtigt worden ist.

Die VT-Mittelwerte der normierten SA-Differenzen (für Tagesdekaden berechnet) zeigen beim Fitis, daß im jahreszeitlichen Verlauf (Abb. 7 a) die größte Gleichmäßigkeit der SA in die mittlere Aprildekade, also in den Zeitraum unmittelbar nach der Rückkehr aus dem Überwinterungsgebiet fällt. Die Tatsache, daß die 3 niedrigsten Normierungswerte gleich auf die ersten 3 Dekaden (10. April bis 10. Mai) fallen, zeigt die offensichtlich große Bedeutung einer hohen Gesangsregelmäßigkeit in der Zeit der Besetzung und Verteidigung der Reviere und der Anlockung der ♀. Ein gesteigerter Aktualspiegel ist hier biologisch auch besonders bedeutsam.

Die Kurve der VT-Werte fällt insgesamt stark ab. Drei Dekaden stehen mit relativ gleichmäßigen SA deutlich hervor: Zweite Aprildekade = Revierbesetzung, erste Maidekade = Paarungszeit, erste Junidekade = Nestlingszeit der Jungen.

Recht stark differierende SA sind, abgesehen vom Monat Juli, in der letzten Maidekade und zwischen 10. und 30. Juni festzustellen. Ihre annähernd gleichen Normierungswerte zeigen, daß noch bis Ende Juni aus dem Gesangsverhalten zu entnehmende Bereitschaft zur Revierverteidigung besteht, was wiederum die Ausdehnung von Attr.-Untersuchungen bis in diese Jahreszeit als zulässig und sinnvoll darlegt.

Die Schwankungsbreite der Extreme (ohne Juli-Wert) beträgt für den VT 0,537 und ist damit recht erheblich. Die Extremwerte des NT differieren dagegen nur um 0,315.

Die im NT ermittelten normierten Differenzen liegen bis auf den ersten Aprilwert alle um einiges über den zugehörigen Kurvenwerten des VT und zeigen damit eine wesentlich größere Gleichmäßigkeit der SA an. Mit einer Ausnahme (erste Maidekade) verlaufen auffälligerweise alle NT-Werte in ihrem Anstieg oder Abfall gleichsinnig zu den zeitlich entsprechenden Werten des VT, was das tatsächliche Vorhandensein eines solchen, jahreszeitlich wechselnden Gesangsverhaltens bestärkt. Mit deutlichen Gipfelwerten (parallel zum VT) heben sich im NT die Nestlingszeit der Jungen (erste

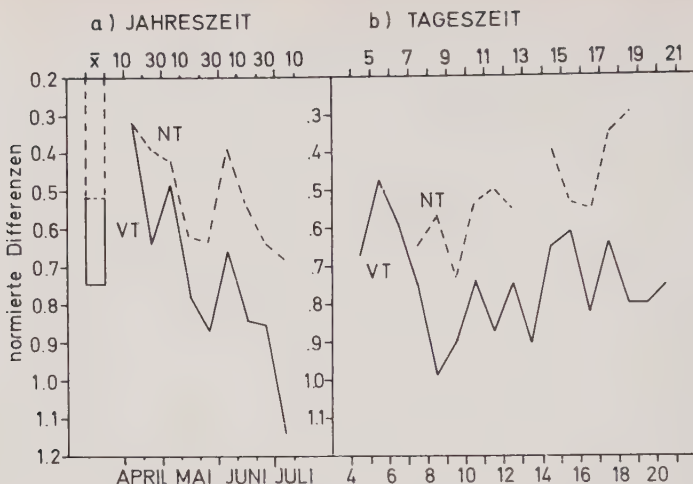


Abb. 7. Gemittelte normierte Differenzen im Strophenabstand des Fitisgesangs: (a) jahreszeitlich in Tagesdekaden, (b) tageszeitlich in Intervallen von 1 Stunde. Werte des Vortests (VT) sind mit durchgezogener, Werte des Nachttests (NT) mit unterbrochener Linie verbunden. Die Gesamtmittelwerte ($\bar{x}$) für VT und NT sind als Säulen wiedergegeben.

Junidekade) und die Zeit der Revierbesetzung ab, wobei der NT-Wert der mittleren Aprildekade fast mit dem Wert des VT zusammenfällt. Das zeigt, daß selbst experimentelle Reizung in dieser Zeit zu keiner besseren Kontinuität führt als sie schon vom VT her vorliegt. Damit wird nochmals zusätzlich die Bedeutung eines möglichst kontinuierlichen SA bei der ersten und anscheinend wichtigsten jahreszeitlichen Handlung im Brutgebiet, der Revierbesetzung und -verteidigung unterstrichen.

4.3.2. Tageszeitliche Variationen der Kontinuität

Im Tagesverlauf oszillieren die gemittelten normierten SA-Differenzen des VT mit variierenden Sprungweiten und Sprunghöhen um den Gesamtmittelwert (Abb. 7 b). Die stärksten tageszeitlichen Unterschiede in der Gleichmäßigkeit der SA überhaupt treten direkt ineinander übergehend zwischen 5—6 und 8—9 Uhr auf.

Die Tiefpunkte der Kurve haben wahrscheinlich ihre Ursache in einer erhöhten Freßaktivität. Danach existieren am Vormittag zwei Schwerpunkte der Nahrungssuche: Direkt nach Beendigung der Nachtruhe (4—5 Uhr), an die sich unmittelbar die größte Kontinuität des ganzen Tages anschließt, und etwas ausgedehnter von 8—10 Uhr. Es folgen in 2stündigem Rhythmus zwei mittägliche Tiefpunkte, an die sich am Nachmittag nach 3 Stunden ein weiterer Wert unregelmäßigen Gesangsverhaltens anschließt. Zwischen 18 und 21 Uhr trifft man etwa gleichbleibend stark variierende SA an. Hierfür dürfte eine vor Beginn der Nachtruhe nochmals intensivierte Nahrungssuche verantwortlich sein.

Außer dem morgendlichen Extremwert fällt ein weiterer Gipfelpunkt zwischen 15 und 16 Uhr auf. Er könnte mit dem für den Fitis als charakteristisch erwähnten Nach-

mittagsmaximum der Gesangsaktivität (PALMGREN 1932, M. SCHUBERT 1967) in Zusammenhang stehen.

Klammert man die VT-Werte der ersten 3 Tagesstunden aus, so ist aus den verbleibenden Meßpunkten des VT im Laufe des Tages eine schwach ansteigende Tendenz zu gleichmäßigeren SA zu erkennen. Mit einem wesentlich steileren Anstieg tritt diese Zunahme im NT (zur Anzahl der Meßwerte vgl. Abschnitt 2.4.) auf. Hier werden zwischen 17 und 19 Uhr die beiden niedrigsten Normierungswerte gemessen. Die Schwankungsbreite der Extreme beträgt im NT 0,433 ($VT = 0,513$) und ist damit tageszeitlich um einiges größer als die im Verlauf des Jahres (0,315).

Wie schon im Jahresverlauf liegen auch tageszeitlich sämtliche Kurvenwerte des NT deutlich über den zugehörigen Meßpunkten des VT, was die Kontinuitätssteigerung nach Erregung nochmals bestätigt. Während aber in Abb. 7 (a) die Parallelität der beiden Kurven hervorsticht und meiner Ansicht nach deutlich macht, daß die Gleichmäßigkeit der SA in der Hauptsache von jahreszeitlich variierenden Faktoren des Fortpflanzungszyklus abhängt, zeigt sich in Abb. 7 (b) ein größtenteils entgegengesetztes Kurvenverhalten. Es gibt zu der Vermutung Anlaß, daß im Tagesverlauf ein $\pm$ festliegender $un\ i$ von allen Artgenossen eingehaltener Rhythmus zwischen Zeiten bevorzugter Nahrungssuche und Zeiten überwiegender Revierverteidigungsbereitschaft auftritt (Mechanismus dieser „Absprache“?). Herausforderungen werden in der dafür vorgesehenen Tageszeit erwartet und führen zu einer vergleichsweise geringen Erregung. Erfolgen aber Attacken (hier: Attr.) zu nicht „vereinbarten“ Tagesstunden, so überrascht dieser Regelverstoß das Vt. und bewirkt einen übernormalen Erregungsgrad (aus der SA-Kontinuität ableitbar).

4.4. Die Dauer der Strophenabstände

Im experimentell unbeeinflussten Gesang sind keine SA-Mittelwerte unter 3 sec festzustellen (Abb. 8). (Durch Testsituationen mit Attr. lassen sich allerdings auch niedrigere Werte provozieren.) Werte von über 12 sec sind recht selten (13,1 %). Intervalle von 6,0 bis 11,9 sec nehmen mit 74,9 % den größten Anteil aller auftretenden Werte ein. Davon entfallen auf eine SA-Dauer von 7,0 bis 8,9 sec 32,2 %. Der Gesamtmittelwert beträgt 8,8 sec.

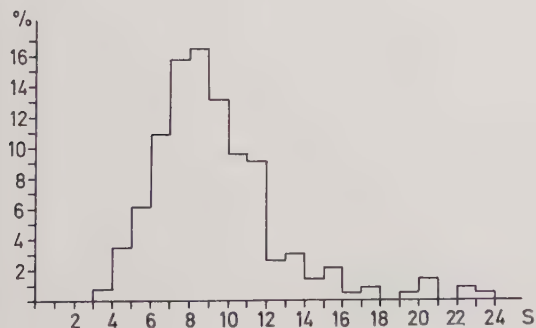


Abb. 8. Prozentuale Verteilung der Dauer der gemittelten Strophenabstände bei ungereizten Fitisen.

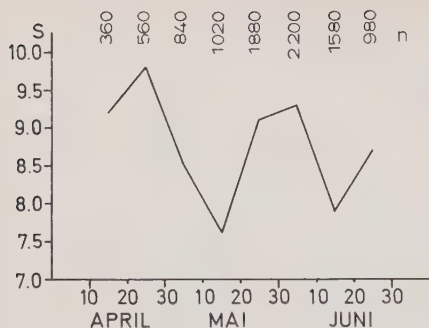


Abb. 9. Gemittelte Dauer der Strophenabstände in jahreszeitlicher Verteilung, dekadenweise aufgetragen. (Werte des Jahres 1968; n = Zahl der Meßwerte.)

4.4.1. Jahreszeitliche Unterschiede im Strophenabstand

Die SA schwanken innerhalb der Gesangsperiode jahreszeitlich sehr stark (Abb. 9). Mit 9,2 bzw. 9,8 sec (= Maximum) liegen in den beiden Aprildekaden sehr hohe Abstandswerte. Dieses Meßergebnis deckt sich allerdings nicht mit den Befunden von MAY (1949) und M. SCHUBERT (1967), daß mit der Revierbesetzung und der Benutzung der Nachbargebiete die Gesangshäufigkeit gesteigert würde und in den letzten April-Tagen mit dem Eintreffen der ♀ ihren Höhepunkt erreiche. Genau das Gegenteil ist der Fall. Eine extrem große Gesangsaktivität tritt nur kurzzeitig nach Revierkämpfen (vgl. Abb. 18 b) im April auf.

Eine Erklärung für die Schwankungen dieses Gesangsverhaltens bietet der Vergleich mit Abb. 12 (a) an. Danach trägt der Fitis fast regelmäßig gerade dann seine Strophen überdurchschnittlich häufig mit mittelstarker Intensität vor, wenn die SA sehr lang sind. Andererseits ist in den Zeiten sehr kurzer SA eine Häufung von leise vorgetragenen und von Doppelstrophen auffällig, beides Zeichen einer verminderten Gesangsaktivität. Damit ergibt sich eine direkt proportionale Beziehung zwischen der Intensität des Strophenvortrags und der Dauer der SA: Der Quotient aus beiden Größen bleibt konstant. D. h., daß ein Fitis die biologische Aufgabe des Singens gleichmäßig erfüllen kann, ob er relativ kräftige Strophen in langen Abständen oder intensitätsschwache Strophen in kurzen Abständen vorträgt. Strophen stärkerer Intensität scheinen beim arteigenen Adressaten eine anhaltendere Wirkung zu hinterlassen, so daß größere Pausen zulässig sind, während intensitätsärmere Strophen der häufigeren Wiederholung bedürfen. (Wie die Attr.-Versuche ergeben haben, sind u. a. Zunahme der Lautstärke bei gleichzeitiger Verkürzung der SA Zeichen für besonders große Verteidigungsbereitschaft.)

Die zwischen 20. Mai und 10. Juni festgestellte deutliche Verlängerung der SA (= Verringerung der Gesangsaktivität) läßt sich vielleicht mit den Befunden von DAVIS (1958) erklären. Er beobachtete an *Pipilo erythrophthalmus* nach dem Schlüpfen der Jungen eine Gesangshemmung, die er auf die Ausschüttung von Prolactin, einem Hormon zur Aktivierung des Aufzuchtverhaltens, zurückführte.

Ein Vergleich von Abb. 9 und Abb. 7 (a) offenbart eine jahreszeitliche Parallelität zwischen der Dauer und der Kontinuität des SA. Zwei der drei Gipfelpunkte der VT-

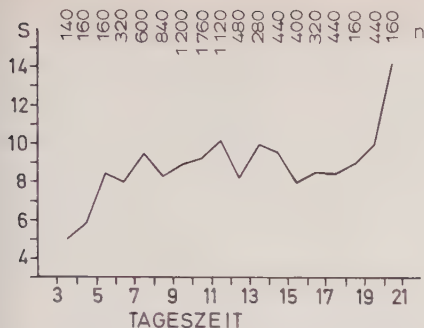


Abb. 10. Gemittelte Dauer der Strophenabstände in tageszeitlicher Verteilung, stundenweise aufgetragen. (Werte des Jahres 1968; n = Zahl der Meßwerte.)

Kurve und beide Gipfelwerte der NT-Kurve fallen zeitlich mit langen SA zusammen. Demnach scheinen neben einer großen Gesangsgleichmäßigkeit auch lange SA eine besondere Eigenart des Fitisgesangs während der Revierbesetzung und -verteidigung und zur Zeit des Brutgeschäfts und der Jungenaufzucht zu sein.

4.4.2. Der Strophenabstand im Tagesverlauf

Die bei weitem kürzesten SA innerhalb des Tages (Abb. 10) trägt der Fitis in den ersten beiden Stunden nach Beendigung der Nachtruhe vor. Dieses Meßergebnis deckt sich mit Beobachtungen von BORROR (1961), der festgestellt hatte, daß die meisten Vögel am frühen Morgen zusammenhängender singen als in der Tagesmitte. Zu gleichen Aussagen war auch COFFIN (1928) bei der Singammer (*Melospiza melodia*) gelangt.

Zwischen 5 und 16 Uhr pendeln die Werte mit einer maximalen Schwankungsbreite von 2,2 sec. Das stundenweise Oszillieren wird nur zwischen 9 und 11 Uhr sowie zwischen 13 und 15 Uhr durch 2stündige Passagen etwa gleichbleibender SA unterbrochen.

Der drittniedrigste Wert im ganzen Tagesverlauf mit 8,0 sec zwischen 15 und 16 Uhr stützt, zeitlich genau übereinstimmend, die schon bei der SA-Kontinuität (s. Abschnitt 4.3.2.) getroffene Aussage eines Nachmittagsmaximums der Gesangsaktivität. (M. SCHUBERT, 1967, fand es erst für 17—18 Uhr.)

Ab 16 Uhr werden die SA allmählich ansteigend immer größer, um dann in der letzten Stunde vor Beginn der Nachtruhe mit 14,3 sec das Tagesmaximum überhaupt zu erreichen. Dieser Wert errechnet sich aus recht heterogenen Einzelbefunden, da einige wenige Vt. ihre SA gegenüber der Vorstunde nochmals schwach verkürzten, die meisten aber ihre Strophen in sehr großen Abständen vortrugen.

Der tageszeitliche Vergleich von Dauer und Kontinuität der SA führt zu genau entgegengesetzten Ergebnissen in der Korrelation als der des Jahresverlaufs. Während von April bis Juni lange, gleichmäßige und kurze, ungleichmäßige SA auftreten, sind im Tagesverlauf die umgekehrten Verhältnisse mit $\pm$ großer Deutlichkeit anzutreffen (Abb. 10 und 7 b). Besonders klar zu erkennen sind diese Zusammenhänge z. B. zwischen 12 und 13 Uhr und 15 und 16 Uhr (relativ kurze SA, große Kontinuität) oder zwischen 13 und 14 Uhr (relativ lange SA, geringe Kontinuität). Ein derartiges Zusammentreffen der beiden gesanglichen Verhaltensweisen könnte ebenfalls auf einen tageszeitlichen Wechsel zwischen Zeiten erhöhter Aggressivität (erhöhte Gesangsakti-

Wind:

Die nach der BEAUFORT-Skala mit den Ziffern 0-12 belegten Windstärken fortschreiten der Intensität sind aus praktischen und Vt.-bedingten Gründen in 4 Gruppen geteilt.

Die mit Abstand höchste Gleichmäßigkeit im SA (Abb. 11 a) tritt bei Windstille (0) auf. Mit zunehmender Windstärke fällt die Regelmäßigkeit immer mehr ab. Ab Windstärke 7 (= steifer Wind) konnte in allen vier Untersuchungsjahren nicht ein einziger singender Fitis registriert werden.

Während bei Windstärken von 0—3 (= schwache Brise) die SA über dem Gesamtmittelwert liegen (Abb. 11 b), wird bei mäßiger Brise bis starkem Wind der SA um durchschnittlich über eine Sekunde kürzer. Auf diese Weise wird wahrscheinlich die Beeinträchtigung der gesanglichen Revierkennzeichnung kompensiert.

Bewölkung:

Die Bewölkungsmenge wird mit den Ziffern 0 (= wolkenlos) bis 10 (= ganz bedeckt) angegeben. Diese kontinuierliche Staffelung habe ich in 3 Dreier- und 1 Zweiergruppe gegliedert.

Bei den 3 geringsten Bewölkungsgraden singt der Fitis mit der deutlich höchsten Gleichmäßigkeit (Abb. 11 a). Verdichtet sich die Wolkendecke, so nimmt die Kontinuität des SA ab.

Die Dauer der SA (Abb. 11 b) zeigt mit 3 Werten eine Zunahme der Verkürzung bei gleichzeitiger Verstärkung der Wolkendecke. Aus dieser Linie bricht bei Bewölkungsgraden zwischen 3 und 5 der Wert besonders großer SA aus.

Temperatur:

Die aufgetretenen Temperaturen von minimal 0° und maximal 26° C wurden in 5 Gruppen zu je 5 Celsiusgraden aufgeteilt (Gruppe 5: 20—26° C).

Mit einer nicht allzu sehr abweichenden Ausnahme bei 15—20° C nimmt die Regelmäßigkeit der SA bei Ansteigen der Temperatur stetig ab (Abb. 11 a).

Dasselbe Bild ergibt sich auch für die Dauer der SA, bei der im Temperaturbereich von 0 bis 20° C eine kontinuierliche Verkürzung zu erkennen ist (Abb. 11 b). Im Bereich von 20—26° C werden die SA sprunghaft sehr lang. Nur in dieser höchsten Temperaturgruppe ist eine gewisse Übereinstimmung mit den Beobachtungen von PALMGREN (1932) zu finden. Die übrigen Werte meiner Messungen verhalten sich gerade entgegengesetzt. PALMGREN hatte für mehrere Vogelarten, darunter auch den Fitis, aus der Zahl der singenden Individuen an einem einzigen Registrierungstag (23. 6. 1932) die Gesangsaktivität ermittelt und dabei festgestellt, „daß die Gesangskurve recht genau umgekehrt proportional der Temperaturkurve ist“.

Relative Luftfeuchtigkeit:

Die registrierten Feuchtigkeitswerte zwischen 50 und 100 % wertete ich getrennt in 5 Gruppen zu je 10 % aus.

Mit steigender Luftfeuchte resultiert eine erst stark abnehmende, zwischen 70 und 90 % gleichbleibende und bei 90—100 % wieder ansteigende Gleichmäßigkeit der SA (Abb. 11 a).

Die gemittelten Werte der SA (Abb. 11 b) oszillieren recht stark, lassen aber doch relativ deutlich die Tendenz zur Verkürzung der SA bei zunehmender Luftfeuchtig-

keit erkennen. Diese Zunahme der Gesangsaktivität hatte auch PALMGREN (1932) bei seiner Gruppe der „Tagsänger“ beobachtet.

Niederschlag:

Unter dieser Überschrift fasse ich mit Sonnenschein (= S), Dunst (= D) und Regen (= R) drei untersuchte Werte zusammen, die eine gewisse meteorologische Stufung darstellen.

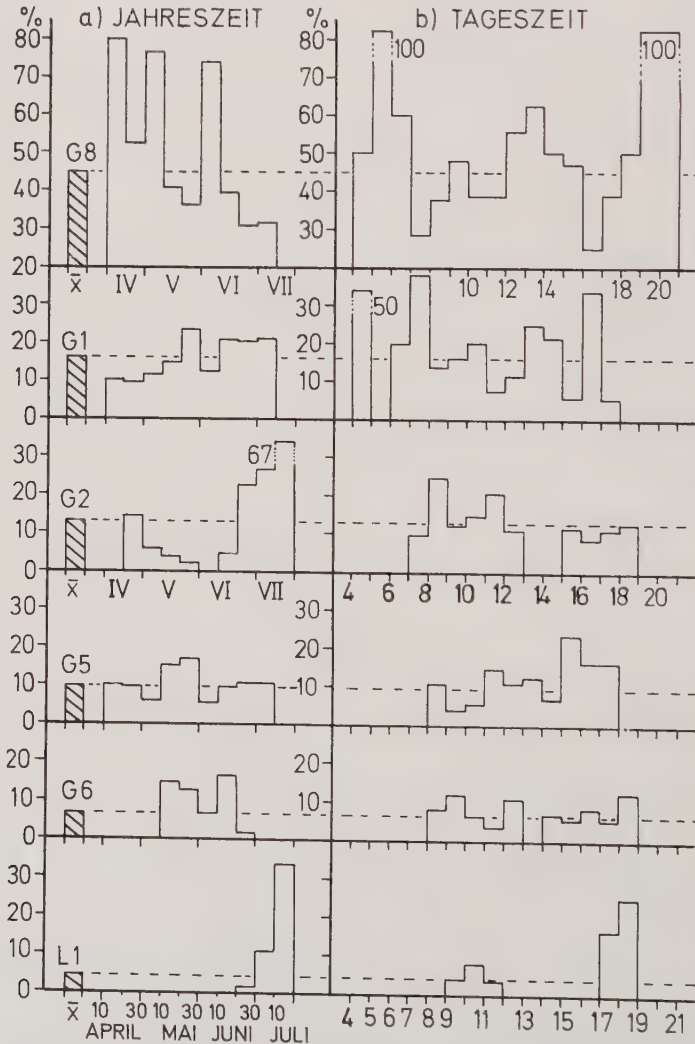


Abb. 12. Prozentuale Verteilung der sechs häufigsten Verhaltensweisen ungeritzter Fitisse: (a) jahreszeitlich in Tagesdekaden, (b) tageszeitlich in Intervallen von 1 Stunde. ($\bar{x}$ stellt den jeweiligen Gesamtmittelwert dar.)

(G 8 = mittelstarke Strophen,
G 1 = intensive Strophen,

G 2 = keine Lautäußerung,
G 5 = leise Strophen,

G 6 = Doppelstrophen,
L 1 = „huit“-Laute)

Daß die getroffene Reihenfolge eine bestimmte Berechtigung hat, zeigt die fortlaufende Abnahme der SA-Kontinuität (Abb. 11 a).

Dem Tiefpunkt dieser Kurve entspricht bei Regen ein Wert großer SA (Abb. 11 b). Bei dunstigem Wetter fällt der besonders kurze SA auf.

Zusammenfassend betrachtet besteht in beiden Abb.-Teilen eine gewisse Regelmäßigkeit der Kurvenverläufe. Die Kontinuität der SA (Abb. 11 a) weist bei den niedrigsten meteorologischen Daten ihre besten Werte, nach einer $\pm$ regelmäßigen Abnahme bei den höchsten Daten ihre schlechtesten Werte auf. Die Dauer der SA (Abb. 11 b) liegt bei den niedrigsten meteorologischen Daten $\pm$ genau auf der Höhe des Gesamtmittels (8,8 sec), zu den höchsten Daten hin zeigt sich insgesamt eine Verkürzung der SA.

Bei allen meteorologischen Faktoren besitzen die dargestellten Ergebnisse nur eine begrenzte Aussagekraft, da sie vielseitig beeinflusst sind, z. B. jeweils von den anderen Wetterdaten oder von jahres- und tageszeitlichen Aktivitätsunterschieden der Vt. So ist z. B. der für Dunst ermittelte niedrige SA wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß dunstiges Wetter überwiegend in den frühen Morgenstunden auftritt und hier mit der höchsten tageszeitlichen Gesangsaktivität zusammenfällt (vgl. Abb. 10). Der für die Temperatur gefundene Verlauf der SA-Kontinuität spiegelt sicher etwas die jahreszeitlichen Aktivitätsverhältnisse wieder (vgl. Abb. 7 a).

5. Akustisches und motorisches Verhalten ungereizter Fitis

An experimentell nicht beeinflussten Vt. registrierte ich im VT 13 verschiedene Verhaltensweisen. Sieben von ihnen, nämlich Mehrfach-, Crescendo- und fragmentarische Strophen, si- und trr-Laute, Attacken auf art eigene Vögel und Scheinpicken stellen zusammen einen Anteil von nur 5,8 % dar. Die sechs übrigen Verhaltensweisen treten in einer Häufigkeit von insgesamt 94,2 % auf (s. Gesamtmittelwerte $\bar{x}$ in Abb. 12). (Nähere Hinweise zur Art des Verhaltens s. Abschnitt 6. ff.)

Der Vortrag mittelstarker Strophen (G 8) nimmt mit 44,7 % eine herausragende Stellung im Verhalten der Vt. ein. Zwischen 15,9 % (G 1) und 4,1 % (L 1) folgen die nächsthäufigen Verhaltensweisen mit einer fast regelmäßigen Abstufung von 3 %.

In der folgenden Analyse (Abschnitt 5.1.—3.) finden nur diese sechs häufigsten Verhaltensweisen Berücksichtigung.

5.1. Jahreszeitliche Verteilung der Verhaltensweisen

Die mittlere Aprildekade ist als Zeitraum der Revierbesetzung durch eine überdurchschnittliche Häufung mittelstarken Strophenvortrags (G 8) gekennzeichnet (Abb. 12 a). Zwischen 20. und 30. April nimmt G 8 ab — wahrscheinlich ein Zeichen der bereits beendeten Revierbesetzung —, um während der Paarungszeit (erste Mai-dekade) erneut sehr häufig aufzutreten. Der hohe Wert zwischen 1. und 10. Juni fällt in die Zeit der Jungenaufzucht und könnte hier, neben einer verstärkten Revierverteidigungsbereitschaft, vielleicht auch wegen einer sensiblen Phase der Nestlinge für den Erwerb erlernter Gesangsanteile von Bedeutung sein.

Das Vortragen intensiver Strophen (G 1) steigt nach den Niedrigstwerten im April während des Monats Mai stetig an und erreicht sein Maximum in der dritten Mai-dekade, der Zeit des Brutgeschäfts und des Schlüpfens der Jungen. Vom 10. Juni bis 10. Juli tritt G 1 überdurchschnittlich häufig auf und wird dann, wie alle anderen Gesangsverhalten auch, abrupt beendet.

Längere Zeit schweigende Fitis (G 2) sind, beginnend in der dritten Aprildekade, immer seltener anzutreffen. Ab 10. Juni steigt ihre Häufigkeit sehr schnell an. Dieses Datum deckt sich genau mit dem M. SCHUBERTS (1967): Die häufiger werdenden Generalpausen sind typisch für den Subsong.

Leise Strophen (G 5) trägt der Fitis von April bis Anfang Juli fast regelmäßig häufig vor. Das Nachlassen und Ansteigen dieses Verhaltens zwischen 1. Mai und 10. Juni verhält sich interessanterweise genau umgekehrt wie das von G 8. Die überdurchschnittlichen Werte für die zweite und dritte Maidekade bestätigen die Beobachtungen von MAY (1949) und M. SCHUBERT (1967).

Im gleichen Zeitraum lassen sich erstmals und recht zahlreich Doppel-Strophen (G 6) feststellen, die nach M. SCHUBERT (1967) „typischer Ausdruck der epigamen Komponente im Gesang des Fitis“ sind. G 6 wird danach im Jahresverlauf immer seltener, mit Ausnahme der prozentual größten Häufigkeit zwischen 10. und 20. Juni.

„huit“-Laute (L 1) sind frühestens ab 20. Juni zu hören. Sie nehmen danach sehr stark zu und stellen nach dem 10. Juli die einzigen Lautäußerungen überhaupt dar.

5.2. Tageszeitliche Verteilung der Verhaltensweisen

Mittelstarke (G 8) und intensive Strophen (G 1) treten zu bestimmten Tageszeiten (Abb. 12 b) gehäuft auf: Zwischen 4 und 8 Uhr von zusammen 100 % auf 67 % abfallend, zwischen 16 und 21 Uhr von 58 % auf 100 % ansteigend. In den Zeiten größter Gesangsaktivität (morgens, abends) singen die Fitis also nicht nur häufiger bzw. kontinuierlicher, sondern auch lauter. Zwischen 13 und 14 Uhr steigern sich G 8 und G 1 nochmals auf 88 %. Von 7—8 Uhr und von 16—17 Uhr treffen die beiden G 8-Minima mit 2 Spitzenwerten von G 1 zusammen.

Längere Zeit schweigende Fitis (G 2) sind in der Regel zwischen 7 und 13 sowie 15 und 19 Uhr anzutreffen. Der maximale Wert zwischen 8 und 9 Uhr dürfte nach der lautstarken morgendlichen Gesangsaktivität als Zeit der stimmlichen Erholung und der Nahrungssuche zu verstehen sein (Parallele s. Abb. 7 b). Der hohe Wert zwischen 11 und 12 Uhr trifft mit der tageszeitlich längsten SA-Dauer (Abb. 10; abgesehen vom spätabendlichen Extremwert) zusammen.

Leise Strophen (G 5), zwischen 8 und 18 Uhr vorgetragen, häufen sich im Laufe des Tages (Schwerpunkte 8—9 Uhr, Mittag, später Nachmittag). Das Maximum ist zwischen 15 und 16 Uhr anzutreffen (vgl. Abschnitt 4.4.2. und 4.4.1.).

Doppel-Strophen (G 6) treten zwischen 8 und 19 Uhr auf (ohne 13—14 Uhr). Aus dem relativ gleichmäßigen Verteilungsbild heben sich in der 9., 12. und 18. Tagesstunde geringfügig erhöhte Schwerpunkte ab.

„huit“-Laute (L 1) treten nur zwischen 9 und 12 Uhr und, mit stark zunehmender Häufigkeit, zwischen 17 und 19 Uhr auf.

5.3. Der Einfluß meteorologischer Faktoren auf die sechs häufigsten Verhaltensweisen (Abb. 13)

Wind:

Mittelstarke Strophen (G 8) nehmen, sobald Wind aufkommt, gegenüber Windstille in ihrer Häufigkeit um fast die Hälfte ab, ohne daß sich der Grad der Windstärke weiter besonders auswirkt. Dagegen bleiben die Werte für intensive Strophen (G 1)

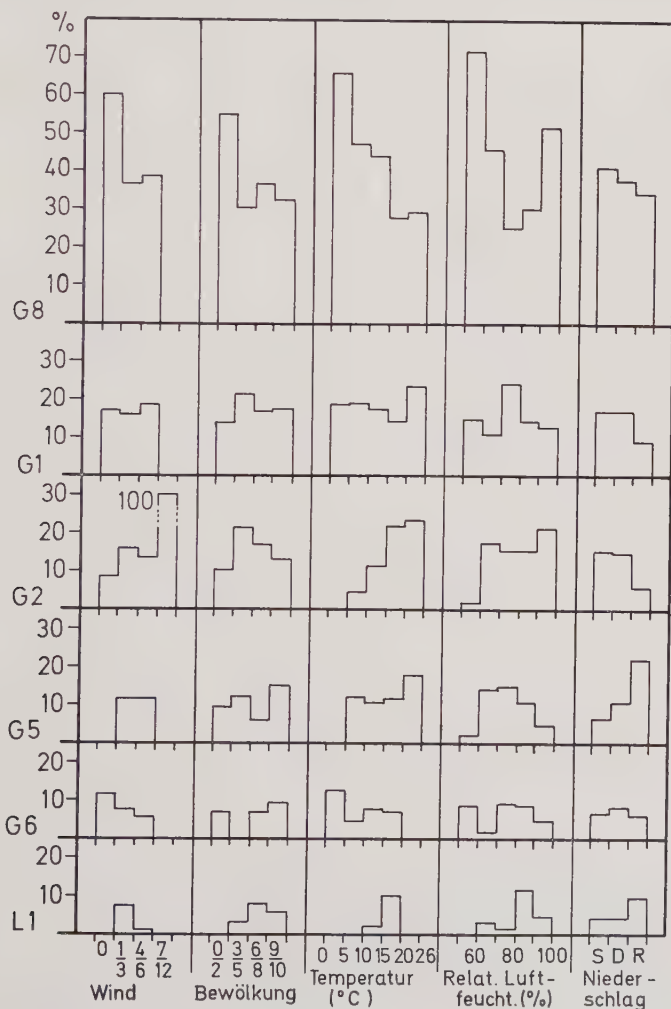


Abb. 13. Der Einfluß meteorologischer Faktoren auf die sechs häufigsten Verhaltensweisen ungereizter Fitis. (Erklärungen s. Abschnitt 4.5., Abb. 11 und Abb. 12)

nahezu konstant. Mit zunehmender Windstärke schweigen immer mehr Fitisse (G 2), bei Windstärken von 7—12 alle. Der Vortrag leiser Strophen (G 5) erfolgt mit gleicher Häufigkeit bei schwachem Zug (1) bis starkem Wind (6), nicht aber bei Windstille. Doppel-Strophen (G 6) werden mit wachsender Windstärke immer seltener. Die bei Windstille nicht festgestellten „huit“-Laute (L 1) treten bei schwachem Wind am häufigsten auf.

Bewölkung:

Je geringer die Bewölkung, desto häufiger werden mittelstarke Strophen vorgelesen. Bewölkungszunahme senkt die Häufigkeit gleichbleibend um etwa ein Drittel. Während das Auftreten intensiver Strophen nur bei den ersten beiden Werten eine Schwankung aufweist, sind schweigende Fitisse bei zunehmender Bewölkung immer seltener anzutreffen, am seltensten allerdings bei schwächster Bewölkung. Leise Strophen erreichen nach wechselnder Häufigkeit ihr Maximum bei stärkster Bewölkung. Hier treten auch Doppel-Strophen am häufigsten auf. Erst ab Bewölkungsgrad 3 lassen sich „huit“-Laute in unregelmäßiger Verteilung feststellen.

Temperatur:

Die Zunahme der Temperatur hat eine teilweise sprunghafte Abnahme des Vortrags mittelstarker Strophen zur Folge. Intensive Strophen treten nach gleichmäßiger Verteilung am häufigsten zwischen 20 und 26° C auf. Dieser maximale Wert und die ständige Zunahme schweigender Fitisse bei sich steigender Temperatur dürften mit den jahreszeitlich bedingten Aktivitätsunterschieden (Abb. 12 a) in Zusammenhang stehen. Auch leise Strophen, zwischen 0 und 5° C nicht festgestellt, nehmen mit der Erhöhung der Temperatur $\pm$ zu. Doppel-Strophen häufen sich bei niedrigen Temperaturen, „huit“-Laute bei höheren.

Relative Luftfeuchtigkeit:

Bei 50—60 % relativer Luftfeuchtigkeit erreichen mittelstarke Strophen mit einer Häufigkeit von 72 % ihren höchsten Wert. G 8 nimmt bei einer Feuchte zwischen 60 und 80 % stark ab und steigt zwischen 80 und 100 % wieder an. Dem Minimum bei G 8 entspricht das Maximum intensiver Strophen bei 70—80 % Feuchte; anschließend nimmt die Häufigkeit wieder ab. Schweigende Fitisse sind bei hohen Werten relativer Luftfeuchte, bevorzugt beim Höchstwert anzutreffen. Dagegen nehmen leise Strophen in Umkehrung der Verhältnisse bei G 8 nach anfänglicher Steigerung mit zunehmenden Feuchtigkeitswerten ab. Ähnlich verhalten sich Doppel-Strophen und „huit“-Laute.

Niederschlag:

In der Reihenfolge Sonne — Dunst — Regen nimmt die Häufigkeit mittelstarker Strophen, intensiver Strophen und schweigender Fitisse mit $\pm$ deutlicher Regelmäßigkeit ab. Zunehmendes Auftreten läßt sich bei leisen Strophen und bei „huit“-Lauten registrieren. Annähernd gleichbleibend ist die Häufigkeit von Doppel-Strophen.

Zusammenfassend zeigen 5 der 6 Verhaltensweisen eine $\pm$ deutliche Abhängigkeit von meteorologischen Änderungen. Nur der Vortrag intensiver Strophen (G 1) er-

scheint prozentual weitgehend wetterunabhängig. (Für die dargestellten Ergebnisse gelten dieselben Vorbehalte wie in Abschnitt 4.5.)

Eine auffallende und überraschende Parallelität besteht zwischen der Häufigkeit mittelstarker Strophen (G 8) (Abb. 13) und der Kontinuität der SA (Abb. 11 a). In 18 der 20 Gruppen meteorologischer Daten stimmen große bzw. geringe Häufigkeiten mittelstarker Strophen in ihrem Kurvenverlauf genau mit Werten großer bzw. geringer SA-Kontinuität überein.

6. Akustisches und motorisches Verhalten gereizter Fitis

6.1. Das Verhalten nach Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe

6.1.1. Einteilung und Beschreibung der Reaktionen

Auf das Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe (Attr. 11; s. Abb. 2 a) zeigten die Vt. im Laufe der 206 Versuche 28 verschiedenartige Reaktionen. Ein regelmäßiges gemeinsames Auftreten bestimmter Reaktionen konnte nicht festgestellt werden, so daß, auch im Hinblick auf andere Attr., jede Reaktion einzeln registriert wurde. Welche und wieviele der 28 Reaktionen das Vt. auf den akustischen Reiz hin äußerte, war individuell sehr verschieden.

Die Reaktionen teilte ich nach verhaltenskundlicher Zusammengehörigkeit in vier Gruppen ein (Abb. 14), deren Reihenfolge sich aus der prozentualen Häufigkeit der in ihnen vereinigten Reaktionen ergab. Gesangliche Reaktionen nehmen bereits die Hälfte aller beobachteten Verhaltensweisen ein. Unter „Gesang“ (= G) sind 10 Reaktionen eingeordnet, die sich auf Ende und Beginn des Gesangs sowie die Lautstärke und Länge der Strophen beziehen. In der Gruppe „Flug“ (= F) sind 6 Reaktionen zusammengefaßt, die sich in Flugleistungen der Vt. äußerten. Die Gruppe „Bewegung“ (= B) enthält 8 Reaktionen der kurzzeitig oder auf kleinem Raum vorgetragenen Bewegungen. 4 verschiedene Erregungslaute gehören zur Gruppe „Laut“ (= L).

Innerhalb der Gruppen erfolgte die Anordnung der Reaktionen nach ihrer Häufigkeit. In dieser Reihenfolge erhielten die Reaktionen als Abkürzung den Kennbuchstaben der Gruppe und eine fortlaufende Nummer.

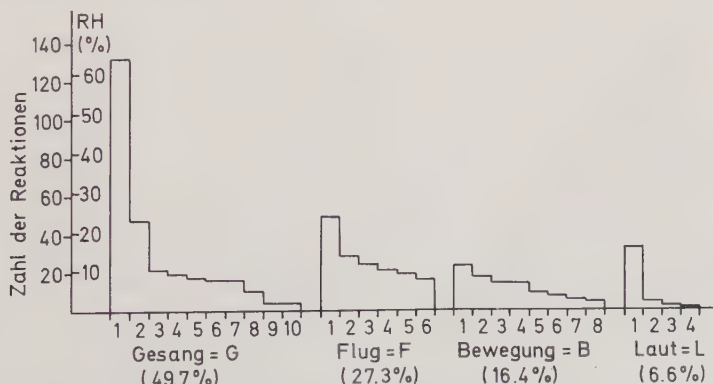


Abb. 14. Zahl der Reaktionen absolut (links der Ordinate) und prozentual je Versuch (RH; rechts der Ordinate) auf 206maliges Vorspiel einer einzelnen Fitis-Originalstrophe (Attr. 11). (Weitere Erklärungen im Text.)

In der nachfolgenden Beschreibung der Reaktionen (Reihenfolge wie in Abb. 14) sind angegeben: Kennbuchstabe mit Ziffer der Reaktion, Zahl der in 206 Versuchen festgestellten absoluten Häufigkeit der Reaktion (als Wertziffer der Reaktion bei der Berechnung der RQ-Werte verwendet), Reaktion und ihre prozentuale Häufigkeit pro Versuch.

I. Gesang

- G 1 (132): **Intensive Strophen** (RH = 64,0 %)。
 G 2 (47): **Verstummen** (RH = 22,9 %)。
 Der Gesang wird für kürzere oder längere Zeit unterbrochen。
 G 3 (21): **Gesangsbeginn** (RH = 10,2 %)。
 Vor dem Versuch schweigende Vt. beginnen zu singen。
 G 4 (19): **Fragmentarische Strophen** (RH = 9,3 %)。
 Strophen, die gegenüber dem vorherigen Gesang deutlich verkürzt sind oder nur noch aus wenigen Elementen bestehen. Die Kürzungen können in allen Strophenteilen auftreten, betreffen aber bevorzugt $\pm$ stark das Strophende。
 G 5 (17): **Leise Strophen** (RH = 8,3 %)。
 Das etwas gehemmt oder eingeschüchtert wirkende Vt. singt leise, zurückhaltende Strophen。
 G 6 (16): **Doppel-Strophen** (RH = 7,8 %)。
 Überlange Normalstrophen sowie 1,5fache und doppelte Strophen。
 G 7 (16): **Crescendo-Strophen** (RH = 7,8 %)。
 Bei den ersten Strophenelementen leise beginnend schlägt durch rasche Steigerung die Lautstärke innerhalb derselben Strophe in fortissimo um. Solche Strophen stehen meist am Übergang von leisem zu intensivem Strophenvortrag。
 G 8 (10): **Mittelstarke Strophen** (RH = 4,9 %)。
 Häufigste Gesangsintensität bei ungereizten Vt.。
 G 9 (4): **Mehrfach-Strophen** (RH = 2,0 %)。
 3- bis 4fache Strophen, in seltenen Fällen auch Dauergesang von nicht feststellbarer Strophenzahl。
 G 10 (4): **Zaghafte Strophen** (RH = 2,0 %)。
 Deutlich gehemmt, singt das Vt. arhythmische, holprige Strophen。

II. Flug

- F 1 (49): **Flug nahe zum LS** (RH = 23,8 %)。
 Flug in unmittelbare Nähe des Lautsprechers (LS), entweder direkt neben den LS oder auf Äste im Umkreis von 3 m.。
 F 2 (28): **Flug auf den LS zu** (RH = 13,6 %)。
 Das Vt. fliegt von seinem Standort verschieden weit in Richtung auf den LS zu, aber nicht näher als 3 m.。
 F 3 (24): **Flug auf die Singwarte** (RH = 11,7 %)。
 Das Vt. fliegt nach Vorspiel der Attr. aus der Dichtung auf seine Singwarte oder kehrt nach Reaktionen in LS-Nähe auf sie zurück.。
 F 4 (21): **Flug über den LS weg** (RH = 10,2 %)。
 Das Vt. fliegt attackierend knapp oder in größerer Höhe über den LS weg auf dahinterstehende Bäume.。
 F 5 (19): **Flug auf hohen Baum** (RH = 9,3 %)。
 Flug auf einen hochliegenden, exponierten Platz (nicht die Singwarte), wie um einen Überblick über die Lage zu bekommen.。
 F 6 (16): **Flug seitlich am LS vorbei** (RH = 7,8 %)。
 Das Vt. fliegt in Bodennähe (bis 2 m Höhe) seitlich am LS vorbei auf dahinterstehende Bäume.。

III. Bewegung

- B 1 (23): Suchbewegung (RH = 11,2 %)
 Erregtes Hin- und Herwenden des Kopfes oder des ganzen Körpers. Die Reaktion wirkt etwas unschlüssig.
- B 2 (17): Näherhüpfen zum LS (RH = 8,3 %)
 Das Vt. nähert sich dem LS auf Ästen zögernd und mit kurzen Unterbrechungen bis auf maximal 3 m.
- B 3 (14): Flügelvibrieren (RH = 6,8 %)
 Kurzzeitiges oder lang anhaltendes Vibrieren der vom Körper weggespreizten Flügel, meist in LS-Nähe ausgeführt. In seltenen Fällen kommt vereinzelt Schlagen mit dem Schwanz hinzu.
- B 4 (14): Entfernen (RH = 6,8 %)
 Das Vt. entfernt sich langsam aus der Umgebung des LS in Richtung auf die Singwarte.
- B 5 (9): Umherhüpfen (RH = 4,4 %)
 Etwas „ratlos“ wirkend, bewegt sich das Vt. in der Umgebung seines Standortes oder des LS suchend umher.
- B 6 (7): Scheinpicken (RH = 3,4 %)
 Das als Übersprungshandlung zu deutende Picken wird erregt und übertrieben stark in der Umgebung des LS gezeigt.
- B 7 (5): Erstarren der Bewegung (RH = 2,5 %)
 Das Vt. „erschrickt“ über die Attr. und erstarrt einen kurzen Moment in seiner Haltung.
- B 8 (4): Attacke auf Vogel (RH = 2,0 %)
 Angriff und Vertreibung eines art eigenen oder artfremden Individuums.

IV. Laut

- L 1 (32): „huit“-Laute (RH = 15,6 %)
 Erregungslaute, die in erregte Gesänge, vereinzelt auch innerhalb von Strophen eingestreut werden.
 (Im Juni oft die einzige Lautäußerung.)
- L 2 (4): „trr“-Laute (RH = 2,0 %)
 Erregte, rauh klingende Sirrlaute, meist in LS-Nähe und sofort nach Vorspiel einer Attr. vorgetragen.
- L 3 (2): „sit“-Laute (RH = 1,0 %)
 Beim suchenden Näherhüpfen zum LS geäußerte kurze Laute.
- L 4 (1): „si“-Laute (RH = 0,5 %)
 Als Einleitung von Strophen in einer Anzahl von 1—4, meist 2—3 Stück. Bei starker Erregung auch einzeln in Strophen eingestreut.

Jede überhaupt bei allen Attr.-Versuchen aufgetretene Reaktion wurde bereits beim Originalgesang geäußert.

Auf eine Fitis-Originalstrophe zeigten die Vt. folgendes typisches Verhalten: Noch während des Vorspiels wendete sich das Vt. auf der Singwarte suchend in Richtung LS. Nach etwa 2 sec flog es geradlinig auf den LS zu, ließ sich 2—4 m davor auf einem Ast nieder und hüpfte suchend ungefähr in Richtung LS weiter oder blieb in der Haltung des Flügelvibrierens sitzen. Die Dauer der Gesangsunterbrechung schwankte individuell sehr stark (10—60 sec). Noch in LS-Nähe begann das Vt. mit dem Vortrag leiser oder fragmentarischer Strophen, die in unregelmäßigen Abstän-

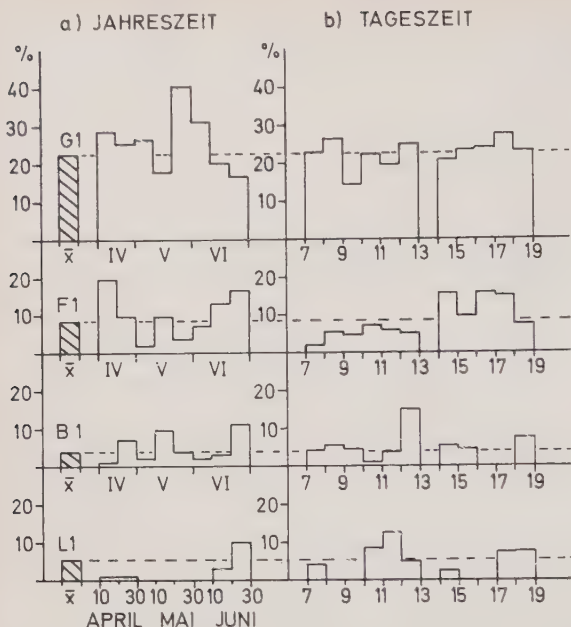


Abb. 15. Prozentualer Anteil der vier Reaktionen:

G 1 = intensive Strophes,
F 1 = Flug nahe zum Lautsprecher,
B 1 = Suchbewegung,
L 1 = „huit“-Laute

an den je Versuch mit einer Fitis-Originalstrophe festgestellten Reaktionen

(a) jahreszeitlich in Tagesdekaden,
(b) tageszeitlich in Intervallen von 1 Stunde (zwischen 13—14 Uhr keine Messungen).

(Werte des Jahres 1968)

den aufeinanderfolgten. Innerhalb der etwa 5. Strophe trat mit einem plötzlichen Crescendo der Umschwung von leisen zu intensiven Strophes ein. Zu diesem Zeitpunkt hatte das Vt. einen etwas exponierten Singplatz eingenommen oder flog seine Singwarte wieder an. Die Strophes blieben 3—6 min lang intensiv. Gleichzeitig wiesen die SA eine große Gleichmäßigkeit auf und waren gegenüber denen des ungereizten Vt. deutlich kürzer. Während die Intensität der Stropheslautstärke dann nachließ und die SA wieder länger wurden, hielt die große Kontinuität der SA noch längere Zeit an (insgesamt 8—15 min).

Im Gegensatz zum Fitis, der in unmittelbarer LS-Nähe eher gehemmt wirkt und den LS nie direkt attackiert hat, reagiert der Zilpzalp auf Attr. allgemein aggressiver. So bearbeitete er bei meinen Untersuchungen (1969) den LS einige Male mit Schnabelhieben.

6.1.2. Jahres- und tageszeitliche Verteilung vier häufiger Reaktionen

Die jeweils häufigste Reaktion der 4 Gruppen Gesang, Flug, Bewegung, Laut (Abb. 14) untersuchte ich auf ihre jahres- und tageszeitliche Rhythmik (Abb. 15 a und b).

Der Vortrag intensiver Strophes (G 1) zeigt einen zweiteiligen Jahresverlauf. Zwischen 10. und 20. April (Revierbesetzung) tritt G 1 häufig auf, danach nimmt diese Reaktion ab. Einen zweiten Gipfel erreicht G 1 mit den beiden Höchstwerten während des Brutgeschäfts und der Jungenaufzucht (20. 5.—10. 6.). Danach setzt sich die Abstufung mit unterdurchschnittlichen Werten in die Zeit der beginnenden Mauser hinein fort. Im Tagesverlauf läßt sich G 1 bis auf eine Ausnahme (9—10 Uhr) mit auf-

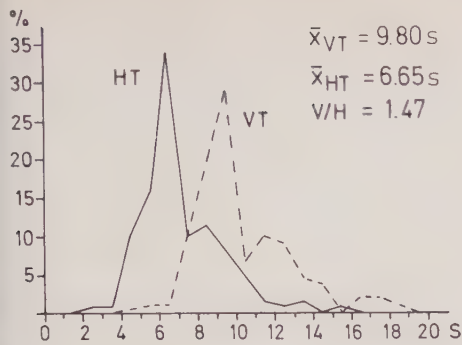


Abb. 16. Prozentuale Verteilung der Dauer der gemittelten Strophenabstände vor (VT) und nach (HT) Vorspiel jeweils einer Fitis-Originalstrophe ($n = 185$).

fallender Regelmäßigkeit beobachten. Damit zeigt sich der Vortrag intensiver Strophen als eine tageszeitunabhängige charakteristische Reaktion des gereizten Fitis. (Starke Schwankungen bei ungereizten Vt., s. Abb. 12 b.)

Den Flug in die Nähe des LS (F 1) als eine recht starke Reaktion zeigen die Vt. jahreszeitlich bevorzugt in der mittleren Aprildekade. Nach einem Tiefpunkt Ende Mai nimmt F 1 im Juni fortlaufend zu. Im Tagesverlauf bleibt diese Reaktion während des ganzen Vormittags unter dem Durchschnitt. Erst nachmittags werden hohe Werte erreicht.

Suchbewegungen (B 1) kommen gehäuft Ende April, Mitte Mai und vor allem Ende Juni vor. Tageszeitlich ist die Verteilung überwiegend gleichmäßig. Das herausragende Maximum befindet sich zwischen 12 und 13 Uhr.

„huit“-Laute (L 1) treten in relativ geringer Häufigkeit während der Revierbesetzung und -verteidigung auf. Danach sind sie erst wieder ab 10. Juni in zunehmendem Maße festzustellen. Hier deckt sich ihr Auftreten mit der Häufung bei ungereizten Vt. (Abb. 12 a). Im Tagesverlauf kommt L 1 bei gereizten wie bei ungereizten Vt. (Abb. 12 b) am Vormittag und zwischen 17 und 19 Uhr gehäuft vor.

6.1.3. Die Verkürzung der Strophenabstände

Die Verteilung der gemittelten SA-Dauer vor (VT) und nach (HT) dem Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe zeigt einen fast identischen Kurvenverlauf (Abb. 16), der

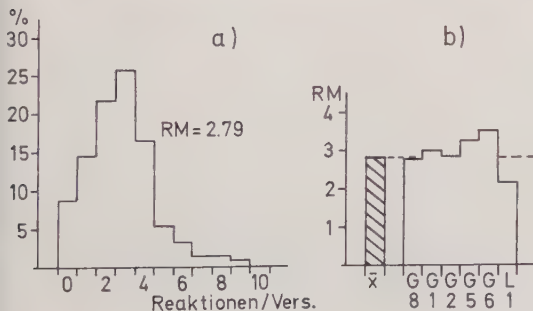


Abb. 17.

(a) Prozentuale Verteilung der Zahl verschiedenartiger Reaktionen auf Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe.

(b) Mittelwerte der Zahl verschiedenartiger Reaktionen (RM) auf Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe gesamt ($\bar{x}$) und nach bestimmtem Verhalten der ungereizten Fitis im Vortest. (Abkürzungen s. Abb. 12)

für den HT zu kürzeren SA hin verschoben ist. Die große bildliche Übereinstimmung ist ein Beweis für die Regelmäßigkeit, mit der die SA nach Attr. gegenüber denen des VT verkürzt worden sind. Dabei traten im HT kürzere SA auf (2—4 sec), die längsten SA blieben unter 16 sec., und der Gipfelwert lag bei SA zwischen 6—7 sec (VT: 9—10 sec). Das Gesamtmittel betrug für den VT 9,80 sec, für den HT 6,65 sec. Der daraus gebildete Quotient V/H besagt, daß die Vt. durch diese Reizung ihre SA gegenüber denen im ungereizten Zustand um das 1,47fache verkürzten.

6.1.4. Die Häufigkeit verschiedenartiger Reaktionen

Die Zahl der gemäß Abb. 14 registrierten verschiedenartigen Reaktionen der Vt. je Versuch mit einer Originalstrophe schwankte zwischen 0 und 9 (Abb. 17 a). Mit 25,7 % traten 3 Reaktionen am häufigsten auf. Mehr als 4 Reaktionen wurden nur in 13 % der Versuche beobachtet. Der Mittelwert der Reaktionen/Versuch (RM-Wert) betrug 2,79.

Zur Überprüfung eines Zusammenhangs zwischen VT-Verhalten und nachfolgendem RM wertete ich die Zahl der Reaktionen/Versuch getrennt nach den häufigsten Verhaltensweisen der Vt. im VT aus (Abb. 17 b). Danach erreichen mittelstarke Strophen (G 8) vortragende und schweigende Fitis (G 2) dem Gesamtmittel entsprechende RM-Werte. Intensiv (G 1), leise (G 5) und Doppel-Strophen (G 6) singende Vt. bringen eine steigende Zahl von Reaktionen, Erregungslaute (L 1) ausstoßende Vt. eine unterdurchschnittliche Zahl (RM = 2,17).

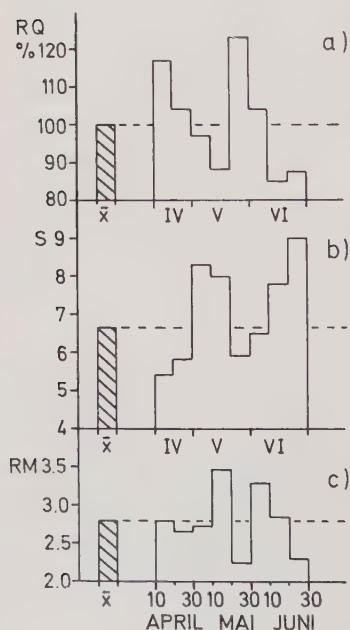


Abb. 18. Jahreszeitliche Verteilung (in Tagesdekaden)
(a) der Reaktionsstärke (RQ in %),
(b) der gemittelten Strophenabstände,
(c) der Zahl verschiedenartiger Reaktionen (RM) auf
Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe.
(Werte des Jahres 1968)

6.1.5. *Reaktionsstärke, Dauer der Strophenabstände und Zahl der Reaktionen*

a) in jahreszeitlicher Verteilung

Der RQ der Originalstrophe ($138,9 = 100\%$) zeigt eine deutliche Zweigipfeligkeit mit nachfolgender stufenweiser Verminderung der Reaktionsbereitschaft (Abb. 18 a). Diese Verteilung tritt hier wesentlich ausgeprägter in Erscheinung als die ähnlich gelagerte prozentuale Häufigkeit des intensiven Strophenvortrags (Abb. 15 a). Die RQ-Werte offenbaren die größte Reaktionsstärke des Fitis unmittelbar nach der Revierbesetzung (Mitte April) und während des Brutgeschäfts (Ende Mai).

Die gemittelten SA verhalten sich deutlich genau umgekehrt zur Verteilung der Reaktionsstärke (Abb. 18 b). Zur Zeit der größten RQ reagieren die Vt. auch mit den kürzesten SA (Mitte April: 5,4 sec, Ende Mai: 5,9 sec). Die 4 Dekaden mit unterdurchschnittlich kurzen SA fallen ebenso mit überdurchschnittlichen RQ zusammen wie umgekehrt die 4 Dekaden langer SA mit geringen Reaktionsstärken. Damit ist der Zusammenhang zwischen der Reaktionsstärke und der Dauer der SA deutlich aufgezeigt.

Die RM-Werte (Abb. 18 c), für die man eine den RQ ähnliche Verteilung erwarten könnte, treten z. T. den RQ entgegengesetzt auf. Der mit 3,47 höchste RM-Wert fällt mit einem RQ von nur 88 % (Mitte Mai) zusammen. Das besagt, daß in dieser Zeit Reaktionen auftreten, die sonst nicht typisch, damit also selten sind und keine hohe

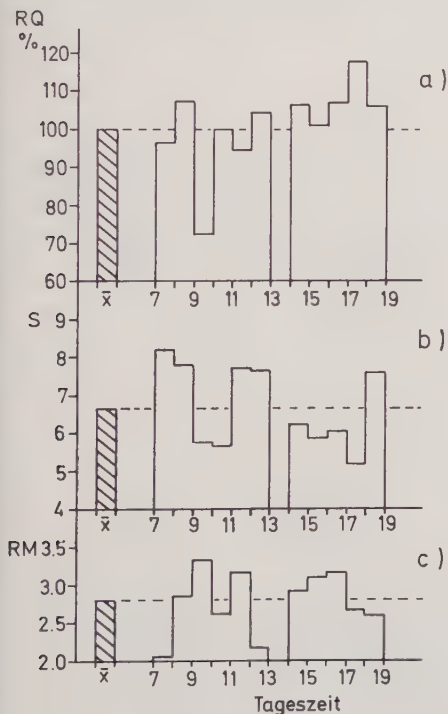


Abb. 19. Tageszeitliche Verteilung (in Intervallen von 1 Stunde)

- (a) der Reaktionsstärke (RQ in %),
- (b) der gemittelten Strophenabstände,
- (c) der Zahl verschiedenartiger Reaktionen (RM) auf Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe.

(zwischen 13—14 Uhr keine Messungen)

(Werte des Jahres 1968)

Wertziffer für die Berechnung des RQ beitragen. Umgekehrt verhält es sich zwischen 20. und 30. Mai. Die wenigen Reaktionen/Versuch ($RM = 2,25$) sind sehr typisch, damit häufig und tragen hohe Wertziffern für die RQ-Ermittlung bei.

b) in tageszeitlicher Verteilung

Im Tagesverlauf (Abb. 19) sind die sich jahreszeitlich abhebenden Zusammenhänge zwischen RQ und SA nur schlecht erkennbar. Hohe RQ sind am Vormittag selten (Abb. 19 a). Dagegen liegen sämtliche Werte des Nachmittags über 100 % und erreichen zwischen 17 und 18 Uhr den Tageshöchstwert (118 %). Mit ihm fällt der niedrigste SA-Wert des Tages zusammen (Abb. 19 b). (Nach diesen und vorher schon erörterten Befunden scheint das nachmittägliche Gesangsaktivitäts-Maximum der Literatur an irgendwie besonders erregten Vt. oder/und an wenigen Individuen bzw. nach einem ungünstig gelegenen, zu kurzen Beobachtungszeitraum festgestellt worden zu sein.) Unterdurchschnittlich kurze SA treten gehäuft am Nachmittag auf (Ausnahme: 18—19 Uhr).

Wie im Jahresverlauf, so zeigt auch die tageszeitliche Verteilung der RQ (Abb. 19 a) und des Anteils intensiver Strophen an den Reaktionen (Abb. 15 b) eine starke Ähnlichkeit.

Die meisten Reaktionen/Versuch (Abb. 19 c) lassen sich von 9—10, 11—12 und 14—17 Uhr feststellen. Sehr niedrige RM-Werte treten von 7—8 und von 12—13 Uhr auf. Wie im Jahresverlauf bestehen auch tageszeitlich nur spärliche Übereinstimmungen zwischen RM und RQ (Begründung s. vorhergehenden Abschnitt).

6.1.6. Die Reaktionsstärke in Abhängigkeit vom Vortest-Verhalten und von meteorologischen Faktoren

Die Aufschlüsselung der RQ nach dem vom Vt. im VT gezeigten Verhalten (Abb. 20) ergibt nach leisen (G 5), mittelstarken (G 8) und Doppel-Strophen (G 6) eine Reaktionsstärke von über 100 %. Sie steigt in dieser Reihenfolge bis 114,5 % an. Unter dem Durchschnittswert befinden sich die RQ nach intensiven Strophen (G 1), bei schweigenden Vt. (G 2) und mit nur 58,8 % vor allem nach den erregten „huit“-Lauten (L 1).

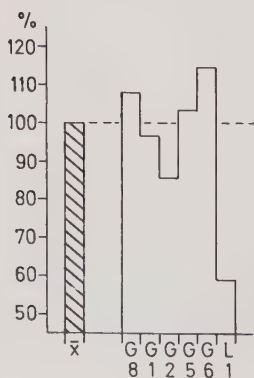


Abb. 20. Reaktionsstärke (RQ in %) auf Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe gesamt ($\bar{x}$) und nach bestimmtem Verhalten der ungereizten Fitis im Vortest.

(Abkürzungen s. Abb. 12)

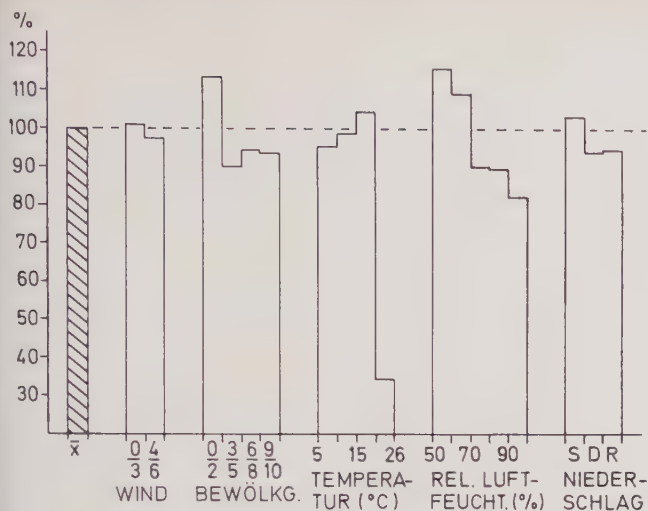


Abb. 21. Reaktionsstärke (RQ in %) auf Vorspiel einer Fitis-Originalstrophe gesamt ($\bar{x}$) und unter Berücksichtigung meteorologischer Faktoren. (Erklärungen s. Abb. 11)

Die Auswertung der Reaktionsstärke nach meteorologischen Gesichtspunkten (Abb. 21) erbringt überdurchschnittliche RQ bei Luftfeuchten zwischen 50 und 70 %, minimalster Bewölkung, Temperaturen zwischen 15 und 20° C, bei Sonnenschein und Windstärken 0—3. Nachlassende Reaktionsstärken sind anzutreffen bei Temperaturen von 5—10° C, Dunst, Regen, Bewölkung zwischen 3 und 10, abnehmend bei Luftfeuchten von 70—100 % und, mit einem RQ von 34,7 %, vor allem bei Temperaturen von 20—26° C.

6.2. Die reaktionsauslösende Wirkung der Klangattrappen

Bisherige Parameter-Untersuchungen erbrachten eine optimale reaktionsauslösende Wirkung praktisch nur für den unveränderten Gesang bzw. Ruf der jeweiligen Vogelart. Reaktionsstärken, die diesen Optimalwert übertrafen, stellten eine Ausnahme dar (THIELCKE 1970, SCHUBERT & OEHLER 1970), da sie entweder nicht festgestellt wurden oder durch die angewandten Methoden nicht erfassbar waren. So auch bei M. SCHUBERT (1969 b). Wenn er aber berichtet, daß für solche „überoptimalen“ Reaktionen beim Fitis auch keine Anzeichen beobachtet worden sind, so beweisen meine

Tab. 1: Zusammenfassende Übersicht der Untersuchungsergebnisse von 64 Klangattrappen mit fitiseigenen oder -ähnlichen Gesangsanteilen.

	Min.	niedrigere Werte	Werte für die Originalstrophe (Attr. 11)	höhere Werte	Max.
RQ:	(8 %)	28	100 %	35	(206 %)
V/H:	(1,01)	43	1,47	20	(2,26)
RM:	(0,79)	16	2,79	47	(9,00)
kR:	(0 %)	51	8,7 %	12	(63,8 %)
Gesamt: 64 Attr.					

Untersuchungsergebnisse gerade das Gegenteil: Für zahlreiche Attr. wurde eine stärkere Reizwirkung festgestellt, als sie von der Originalstrophe ausgeht.

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse (Tab. 1) zeigt, daß jede der Attr. aus fitiseigenen oder -ähnlichen Gesangsanteilen reaktionsauslösend wirkte, auch wenn nur Minimum-Werte von 8 % (RQ), 1,01 (V/H) und 0,79 (RM) erreicht wurden. In höchstens 63,8 % der Versuche mit einer bestimmten Attr. blieben Reaktionen nach dem Vorspiel aus. Die stärksten Reizwirkungen äußerten sich in einem RQ von 206 %, einer 2,26fachen Verkürzung der SA und einem RM von 9,00.

Die Zahl übernormaler Werte für RQ (35) und V/H (20) ist recht unterschiedlich. Dies erklärt sich aus der Bedeutung der beiden Reaktionsgrößen und dem Zeitpunkt, an dem sie auftreten.

Die dem RQ zugrundeliegenden Reaktionen (s. Abb. 14) werden alle $\pm$ unmittelbar nach Verklingen der Attr., teilweise aber auch schon spontan nach Ertönen der ersten Elemente in die noch laufende Attr. hinein geäußert. Damit stellt der RQ eine Aussage über die *Kurzeitwirkung* der Attr. dar.

Der nach dem Vorspielen der Attr. neu einsetzende und dann anhaltende Gesang mit seinen für den V/H-Wert herangezogenen SA bedeutet die letzte Reaktion des Vt. Damit stellt V/H eine Aussage über die *Langzeitwirkung* einer Attr. dar.

6.2.1. Veränderung des Strophenaufbaus (Tab. 2, 1)

a) Originalstrophe und Doppelstrophe

(Abb. 2 a und 22; Tab. 2, 1 a)

Die 10fache Reihung (Attr. 11/25) der Fitis-Originalstrophe ergab gegenüber Attr. 11 eine erheblich erhöhte Kurzzeitwirkung (RQ = 206 %; vgl. Abschnitt 2.6.). Dies lag vor allem an der stark vergrößerten Zahl der Reaktionen (RM = 9,00). So betrug die Erhöhung der RH (vgl. Abb. 14) für Doppel-Strophen 38 %, Crescendo-Strophen 37 %, Mehrfach-Strophen 25 %, zaghafte Strophen 53 %, für Flugnahe zum LS 49 %, Flug über den LS weg 26 %, Suchbewegungen 80 %, Flügelvibrieren 66 %, Umherhüpfen 77 %. Scheinpicken und „huit“-Laute traten 3fach, Attacken auf Vögel

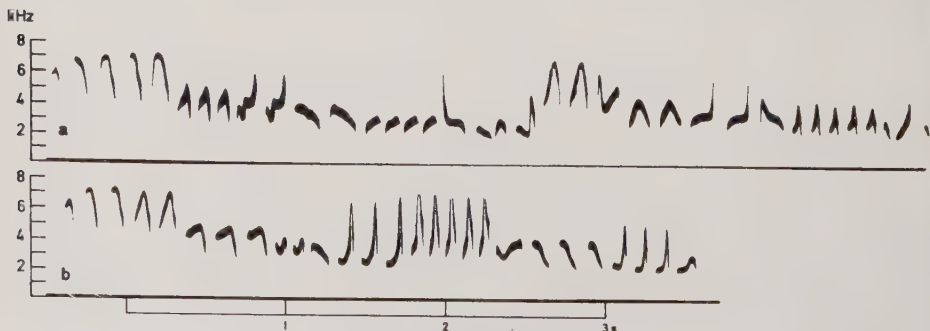


Abb. 22. Doppelstrophen des Fitis: Attr. 17/11 (a), Attr. 17/12 und 17/13 (b).
(Aufnahmen aus dem Sennegebiet)

5fach und „trr“-Laute 14fach häufiger auf. Nur die SA-Verkürzung (V/H) war mit 1,47 bzw. 1,45 praktisch gleich. Die Vt. hatten beide Attr. in der Langzeitwirkung offenbar als „Normalstrophe“ gewertet. (Einige vergleichende Versuche mit einer 5fachen Reihung der Strophe 11 führten ebenfalls schon zu Reaktionsstärken, die im Bereich derer von Attr. 11/25 lagen.)

Eine verhältnismäßig lange Doppel-Strophe (Attr. 17/11) ergab mit 204 % den zweithöchsten RQ aller Attr. Dafür dürfte neben der großen Zahl der Elemente (37) vor allem die Tatsache verantwortlich sein, daß Doppelstrophen in Testsituationen als Zeichen relativ starker Erregung gebracht und hier als Attr. anscheinend ebenso aufgefaßt wurden. Als häufige Reaktionen traten Suchbewegungen, intensive Strophen, Flug nahe zum LS, Flügelvibrierten, Scheinpicken und ebenfalls Doppel-Strophen (RH = 75 %) auf. Laut-Reaktionen blieben aus. Die verminderte Langzeitwirkung (V/H = 62 %) dürfte mit der jahreszeitlich beobachteten abgeschwächten Bedeutung von Doppelstrophen in Zusammenhang stehen.

Die getrennte Überprüfung der beiden Hälften einer anderen Doppelstrophe (Attr. 17/12 und 17/13) führte trotz der reduzierten E-Zahl jeweils zu übernormalen RQ, was ich der Frequenzlage und der relativ großen E-Zahl der Anfangsphrasen (E 1—5, E 15—19) zuschreibe. Die V/H-Reduktion beider Hälften gegenüber Attr. 11 ist gering. Alle Reaktionswerte weisen darauf hin, daß der ersten Hälfte der Doppelstrophe eine größere Bedeutung zukommt. Hierfür könnte die nach Frequenzlage und Elementform typischere erste Phrase der ersten Strophenhälfte ausschlaggebend sein.

b) Strophenhälften

(Abb. 2 a; Tab. 2, 1 b)

Für beide Hälften der Originalstrophe 11 ergaben sich RQ von knapp über 100 %, wobei auf die 1. Hälfte (Attr. 11/15) in überwiegendem Maße Gesangsreaktionen, auf die 2. Hälfte (Attr. 11/16) Flug-, Bewegungs- und Laut-Reaktionen geäußert wurden. Unterschiede zwischen beiden Attr. traten dagegen nicht nur in den kR-Werten, sondern sehr deutlich vor allem in V/H auf. Danach verloren die isolierten Strophenhälften erheblich an Langzeitwirkung, besonders aber die 2. Hälfte.

Eine Kombination der isolierten Strophenhälften mit gleichlangen Hälften einer Zilpzalp-Strophe hatte sehr starke Reaktionsverluste zur Folge. Die für sich allein recht gut reaktionsauslösend wirkende 1. Hälfte der Fitisstrophe erfuhr durch die nachfolgenden Zilpzalp-Elemente (Attr. 16/12) eine erhebliche Reduktion ihrer Reizwirkung. Die artfremden Gesangsteile hatten offensichtlich eine Art Löscheffekt für die davorliegende arteigene Strophenhälfte. Auf den niedrigsten RQ (8 %) und V/H (2 %) aller Attr. sank die Reaktionsstärke bei Attr. 16/11. Der einleitende artfremde Strophenteil, bei Zilpzalp-Gesang besonders markant ausfallend, hatte weitgehende Blockierung der Aufmerksamkeit selbst für noch anschließende arteigene Gesangelemente zur Folge.

Statt mit artfremden Lauten wurden die Hälften der Fitisstrophe mit arteigenen Elementen derselben Strophenhälfte, allerdings in der entstellten Form der verkehr-

ten Elementfolge verbunden (Attr. 11/17—20). Diese Vermehrung der arteigenen Attr.-Anteile hatte generell eine wesentliche Erhöhung der Reaktionsstärken gegenüber der Kombination mit artfremden Gesangselementen zur Folge. Selbst die V/H-Werte der isolierten Strophenhälften wurden noch weit übertroffen. Die Attr. 11/17 und 11/18, in denen die vertauschte Elementfolge am Schluß stand, ergaben gegenüber den Attr. 11/19 und 11/20 (natürliche Strophenhälfte am Ende) deutlich verminderte Reaktionswerte, was wieder das Auftreten eines Löscheffekts bestätigt. Außerdem bekräftigen die erzielten Reaktionen auf Attr. 11/17 (gegenüber 11/18) und 11/19 (gegenüber 11/20), daß der 1. Hälfte der Fitisstrophe die größere Bedeutung zukommt.

c) Umstellungen des Strophenverlaufs

(Abb. 2 a und c; Tab. 2, 1 c)

Ein Vertauschen der beiden Strophenhälften (Attr. 11/14) erhöht den RQ erheblich. Die Ursache sehe ich darin, daß die auslösewirksamere 1. Hälfte am Schluß stehend einen stärkeren Kurzzeiteindruck hinterläßt. V/H sinkt jedoch durch diese Umstellung auf 52 % und liegt damit auf gleicher Ebene mit der isolierten 1. Strophenhälfte (Attr. 11/15). Demnach tritt die einleitende 2. Hälfte (als isolierte Attr. 11/16 schon mit sehr niedrigem V/H) in der Langzeitwirkung überhaupt nicht in Erscheinung (Löscheffekt).

Ein Vertauschen der Phrasen (Attr. 11/21) verminderte den RQ nur um 2 % (das Fehlen des $\pm$ kontinuierlichen Tönhöhenabfalls eines normalen Strophenverlaufs ist hier also nicht bedeutsam), erhöhte aber V/H auf einen übernormalen Wert.

Eine mit dem letzten Element der Strophe 13 begonnene verkehrte Reihung der Elemente (Attr. 13/14) führte nur in der Langzeitwirkung zu einer Veränderung (V/H = 54 %).

Löste ich die Phrasen dadurch auf, daß abwechselnd ein Element vom Ende und vom Anfang der Strophe aneinandergereiht wurde und sich zwei ineinander verschachtelte Tönhöhenlinien ergaben, die sich in einer Frequenz-Mittellage mit kräftigen Elementen trafen (Attr. 11/22), so schwächte sich die Reaktion auf 79 % (RQ) und 28 % (V/H) ab ($kR = 13,1$ %). Eine möglichst unnatürliche Anordnung der Elemente (Attr. 11/23), die sowohl einen kontinuierlichen Frequenzverlauf der Strophe als auch die Phrasen auflöste und mit einem ständigen sprunghaften Tönhöhenwechsel sehr unruhig wirkte, wurde immer als arteigen erkannt und erzielte sehr starke Reaktionen im übernormalen Bereich (RQ = 143 %, V/H = 220 %). Damit erscheinen Phrasen als nur relativ wichtig, denn ihre Auflösung wird durch die noch vollständige Zahl der Elemente und durch deren Tönhöhenwechsel ausgeglichen.

d) Strophenteile und Phrasen

(Abb. 2 b und c, Abb. 23; Tab. 2, 1 d)

Das isolierte Vorspielen der Phrase 1 (Attr. 12/13) erreichte nur einen RQ von 50 %, blieb dagegen mit der Langzeitwirkung in der Nähe von Attr. 11. Vor allem aus der

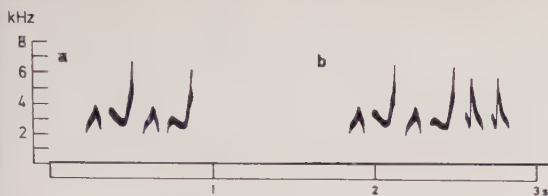


Abb. 23. Aus Fitis-Originalstrophe 14 entnommene

(a) Phase 5 (Attr. 14/12) und

(b) Phase 5 und 6 (Attr. 14/11).

Kürze (ca. 0,6 sec) und der Intensität dieser Attr. ist $kR = 22,2\%$ zu erklären. Phrase 2 (Attr. 12/12) wurde seltener mißachtet, ergab einen fast doppelt so hohen RQ und eine stark übernormale SA-Verkürzung ($V/H = 2,18$). Hier zeigt sich eine herausragende Bedeutung des Frequenzbereichs um 5 kHz. Das gemeinsame Vorspielen der Phrasen 1 und 2 mit dem nachfolgenden 8. Element (Attr. 12/11) steigerte sowohl RQ als auch V/H (höchster Wert aller Attr.). Das weist auf eine reaktionsverstärkende Wirkung einer Elementvermehrung und die Bedeutung von hochfrequenten Phrasen hin.

Auch Attr. 14/12 und 14/11 (Abb. 23) bestätigen die Erhöhung der Reizwirkung mit Zunahme der arteigenen Strophenteile. Für die übernormalen Reaktionswerte sind wahrscheinlich die starken Tonhöhenänderungen und der 3 kHz-Bereich der Elemente ausschlaggebend.

Aus Strophe 13 wurden die niederfrequenten letzten drei Phrasen einer näheren Untersuchung unterzogen (ohne Schlußelement 17). Die Phrasen hatten alle eine verminderte Auslösewirkung, denn trotz einer bis zu 7fachen Reihung erreichte keine der Attr. die Werte der Originalstrophe (eine Ausnahme bei RM). Die 3fache Reihung der E 9—12 (Attr. 13/15) erzielte nur einen RQ von 57 %, aber einen in der Nähe von Attr. 11 liegenden V/H. Wurden dieselben Elemente in der Reihenfolge 9, 11, 10, 12 angeordnet und 4fach gereiht (Attr. 13/16), so trat trotz der zusätzlichen Reihung gegenüber Attr. 13/15 ein geringfügiger Reaktionsverlust auf. Die Auflösung der Phrasen wirkt hier offensichtlich so nachteilig, daß auch die vermehrte E-Zahl ihn nicht ausgleichen kann. Die jeweils 7fache Reihung der E 9—10 (Attr. 13/17) bzw. 11—12 (Attr. 13/18) ergab zwar auf Grund der E-Vermehrung gegenüber Attr. 13/15 eine Erhöhung der Kurzzeitwirkung, doch zeigen die erniedrigten V/H-Werte, daß ein Tonhöhenwechsel zwischen zwei Phrasen stärkere Langzeitwirkung erzielt als die Monotonie einer Reihung von niederfrequenten einzelnen Phrasen. Nach dem Reaktionsunterschied zwischen Attr. 13/17 und 13/18 besitzt die vorletzte Phrase von Strophe 13 eine größere Auslösewirkung (3 kHz-Bereich!) als die drittletzte Phrase. Während das 1fache Vorspiel der Schlußphrase (Attr. 13/20) noch hohe Reaktionswerte erzielte, trat bei der 5fachen Reihung (Attr. 13/19) ein stärkerer Reaktionsverlust auf. Er läßt sich damit erklären, daß die innerhalb der Fitisstrophe am geringsten reaktionsauslösend wirkende Phrase (vgl. Abschnitt 6.2.1. e) durch die Reihung noch monotoner gestaltet wird und bei den Vt. auf zunehmendes Desinteresse stößt ($kR = 40\%$). Wurden die Elementabstände in der Schlußphrase durch Einfügen von unbespieltem Bandmaterial verdoppelt (Attr. 13/22), so hatte dieser Eingriff einen erheblichen Reaktionsabfall zur Folge ($V/H = 6\%$; $kR = 50\%$).

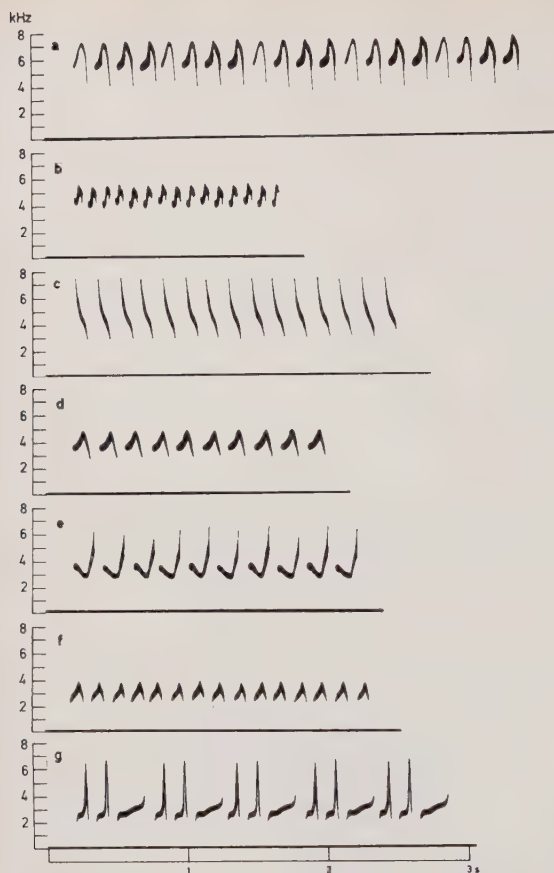


Abb. 24. Fünffache Reihungen von Phrasen der Fitis-Originalstrophe 11 (Attr. 11/31—11/37):

- (a) Phrase 1 = E 1—4;
- (b) Phrase 2 = E 5—7;
- (c) Phrase 3 = E 8—10;
- (d) Phrase 4 = E 11—12;
- (e) Phrase 5 = E 13+15;
- (f) Phrase 6 = E 14, 16, 17;
- (g) Phrase 7 = E 18—20.

Die 3fache Reihung der gedehnten Schlußphrase (Attr. 13/21) brachte einen Anstieg der Reizwirkung. Sämtliche Versuche führten zu Reaktionen ($kR = 0\%$). Hier dürfte nicht mehr eine Monotonie der Attr. eine Rolle gespielt haben, sondern die vom Einzelelement ausgehende Wirkung.

e) Reihungen einzelner Phrasen

(Abb. 2 a, 24 und 25; Tab. 2, 1 e)

Für eine systematische Untersuchung der Phrasen von Strophe 11 wurde die Folge der E 13—17 im Sinne einer einheitlicheren Phrasierung etwas umgestellt. E 13 und 15 bildeten die Phrase 5, E 14, 16 und 17 die Phrase 6. Das gestaltlich abweichende Schlußelement 20 beließ ich mit E 18 und 19 als Phrase 7. Jede der Phrasen wurde zur Erstellung der Attr. 11/31—11/37 5fach gereiht. Damit sollte der akustisch schlechten Wahrnehmbarkeit der Einzelphrasen vorgebeugt werden. Außerdem konnten sich die reaktionsauslösenden Unterschiede der Phrasen besser herauskristallisieren. Des weiteren wurde der Zweck befolgt, die Attr. in Länge und Elementzahl der Attr. 11 ähnlich zu machen, um Vergleiche anstellen zu können.

Jeweils 4 Phrasen erreichten im RQ bzw. V/H höhere Werte als die Originalstrophe, jeweils 3 Phrasen blieben trotz der Reihung darunter (Abb. 25). Auffällig ist

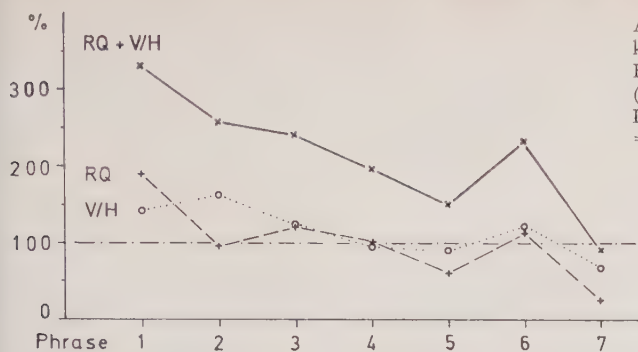


Abb. 25. Reaktionsauslösende Wirkung der Phrasen (als fünffache Reihung) von Originalstrophe 11. (RQ = Kurzzeitwirkung; V/H = Langzeitwirkung; 100 % — Linie = RQ- bzw. V/H-Wert von Attr. 11)

die Parallelität des relativen Absinkens oder Ansteigens der RQ- und V/H-Werte bei allen Phrasen, mit Ausnahme von Phrase 2.

Phrase 7 nimmt in beiden Werten (auch im RM-Wert) deutlich den Platz des wirkungsärmsten Strophenteils ein. Davor rangiert Phrase 6 (im 3 kHz-Bereich; vgl. Attr. 13/17 und 13/18 in Abschnitt 6.2.1. d) mit einer herausragenden Funktion (30 % Flug-Reaktionen), denn vor ihr liegt die zweitschwächste Phrase (5), die wiederum nur im RQ von Phrase 4 deutlich übertroffen wird. In der verwendeten Reihungsform geht von Phrase 4 eine fast mit der Originalstrophe identische Reizwirkung aus. Während bei Phrase 3 sehr häufig Laut-Reaktionen (22,2 %) auftraten, veranlaßte Phrase 1 mit der größten Kurzzeitwirkung auffallend viele Flug-Reaktionen (RH = 35,7 %). Eine wertmäßig pendelnde Stellung nimmt allein Phrase 2 ein. Im RQ unter Attr. 11 liegend hatte sie die bei weitem stärkste Langzeitwirkung (5 kHz-Bereich! Vgl. Attr. 12/12).

Die Gesamtwirkung der einzelnen Phrasen (Addition von RQ und V/H; oberste Kurve in Abb. 25): Die mit Abstand größte Reizwirkung besitzt Phrase 1. Ihr folgen die Phrasen 2, 3 und 6, die untereinander nur eine geringe Abstufung erkennen lassen. Mit stärkeren Einschnitten sinkt die Wirkung bei Phrase 4 und 5 weiter und erreicht in Phrase 7 ihren Tiefpunkt.

6.2.2. Zeitliche Änderung der Strophenlänge (Tab. 2, 2)

a) Zeitlich verkürzte Strophen durch Entfernen von Elementen (Abb. 2 a und c; Tab. 2, 2 a)

Aus Strophe 13 wurden die ungeradzahligen (Attr. 13/11) und die geradzahligen (Attr. 13/12) Elemente entnommen und getrennt zu Attr. vereinigt, die dadurch nur noch halb so lang wie die Ausgangsstrophe waren. Gleichzeitig wurden dabei z. T. die Phrasen zerstört. Beide Attr. hatten einen Reaktionsverlust zur Folge, der aber nicht gleich groß ausfiel. Daß Attr. 13/11 mit einem niedrigeren V/H beantwortet wurde, erkläre ich mir aus der um das E 17 verlängerten schwach reaktionsauslösenden Schlußphrase (E 13, 15, 17). Auch traten im Gegensatz zu Attr. 13/12 reaktionslos gebliebene Versuche auf.

Aus den Phrasen 1, 2, 4 und 6 stellte ich eine zeitlich verkürzte Attr. (11/13) her, deren maximale Elementfrequenz sich im Verlauf dieser künstlichen Strophe immer mehr erniedrigte. Zudem hatten alle ausgewählten Elemente einen dachförmigen Frequenzverlauf. Lag der RQ der teilweise reaktionslos gebliebenen Attr. noch im übernormalen Bereich, so hinterließ die Attr. überhaupt keine Langzeitwirkung.

b) Technische Verkürzung der Strophendauer
(Abb. 2 a; Tab. 2,2 b)

Ohne die Frequenz zu ändern, erfolgte auf technischem Wege (s. Abschnitt 2.5.) eine Verkürzung der Strophendauer. Sie bestand darin, daß aus Originalstrophe 11 in zeitlich gleichmäßigen Abständen Gesangsteile herausgeschnitten und die verbliebenen Reste dichter aneinandergerückt wurden. Diese Verstümmelungen trafen die verschiedensten Elementteile, Frequenzbereiche und Elementpausen. Die zeitliche Verkürzung um sowohl 30 % (Attr. 11/55) als auch 50 % (Attr. 11/56) führte zu nur minimal erniedrigten RQ, dagegen zu einer erheblichen Verminderung der Langzeitwirkung. Den höheren V/H-Wert der stärker verkürzten Strophe führe ich darauf zurück, daß hier die Elemente der wichtigen Phrase 2 zufällig unbeschädigt geblieben waren.

Die technische Unvollkommenheit dieser Verkürzungsmethode läßt wegen der gleichzeitigen Änderung weiterer Parameter die Bedeutung der Zeitdauer der Fitisstrophe natürlich nur schwer abschätzen.

c) Zeitliche Verlängerung der Strophe und Einbau von Gesangsteilen des Zilpzalp
(Abb. 2 a und c, Abb. 26; Tab. 2, 2 c)

Strophe 13 zerlegte ich in ihre Elemente und fügte in die Elementpausen unbespieltes Tonbandmaterial. So resultierte eine Attr. von doppelter Strophenlänge (Attr. 13/13). Sie ergab einen nur geringfügig verminderten RQ, einen stärker reduzierten V/H und 5,1 % Fehlversuche.

In einem Parallelversuch schnitt ich statt lautfreien Materials Elemente einer Zilpzalp-Strophe zwischen die E 8—20 (ohne E 19) der Fitis-Strophe 11 (Attr. 11/24; s. Abb. 26). Diese entstellte Teilstrophendehnung senkte den RQ und V/H ganz erheblich. In 63,8 % der Versuche (höchster kR-Wert aller Attr.) ignorierten die Vt. das Vorspielen.

6.2.3. Zur Bedeutung der Intensität

Elektronische Synthese des Fitisgesangs durch Sinuston (Abb. 2 a; Tab. 2,3)

Den elektronischen Synthesen (vgl. Abschnitt 2.5.) lag die Originalstrophe 11 zugrunde. Wurde sie mit möglichst genauem Tonhöhen- und Pegelverlauf, aber obertonreich nachgebildet (Attr. 11/53), so stieg der RQ auf einen stark übernormalen Wert an, während V/H dem von Attr. 11 entsprach. Ein natürlicher Frequenz- und Pegelverlauf (Attr. 11/50) erzielte dagegen einen wesentlich niedrigeren, aber noch übernormalen RQ. Gleiche Reizwirkung besaß eine Strophensynthese (Attr. 11/51), bei der innerhalb jedes einzelnen Elements der Pegel gleich stark belassen wurde. Blieb dagegen der Pegel während der ganzen Strophe unverändert (Attr. 11/52), so sank zwar

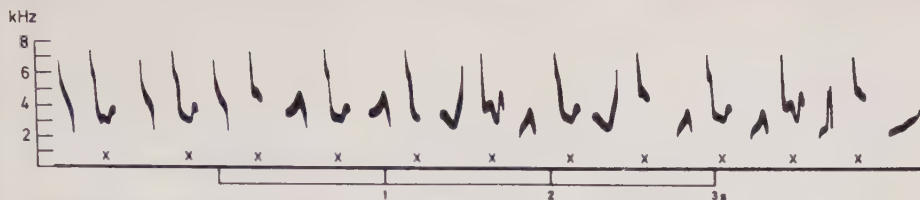


Abb. 26. E 8—20 der Fitis-Strophe 11 mit dazwischengeschalteten Elementen (X) einer Zilpzalp-Strophe (Attr. 11/24).

der RQ nur auf 99 %, der nachfolgende Strophenvortrag ließ aber jegliche Langzeitwirkung vermissen.

Um den Einfluß der Einschwingvorgänge der Elemente zu überprüfen, wurde bei der elektronischen Strophensynthese jedes Element mit einem steilflankigen Verzerrungslaut von ca. 1 kHz Bandbreite eingeleitet (Attr. 11/54). Auf das Vorspiel dieser Attr. blieb der RQ ähnlich hoch wie bei Attr. 11/50, V/H (48 %) zeigte aber, daß den Einschwingvorgängen eine Bedeutung für die Langzeitwirkung zukommt.

6.2.4. Veränderung der Strophenfrequenz

(Abb. 2 a; Tab. 2, 4)

Eine technisch durchgeführte Erniedrigung der Strophenfrequenz (ohne Änderung des Tempos) um ca. 30 % (Attr. 11/57) ergab denselben V/H-Wert wie die Originalstrophe, der RQ wurde aber mit 186 % sehr stark erhöht. Die ca. 30 %ige Erhöhung der Strophenfrequenz (Attr. 11/58) führte zu einer schwachen Reaktionseinbuße im RQ, während V/H zunahm (120 %). Eine Frequenzerhöhung um 50 % (Attr. 11/59) hatte in allen Reaktionsgrößen eine deutliche Verminderung der Reizwirkung zur Folge.

Auch diese Attr. sind im Ergebnis der technischen Herstellung unbefriedigend ausgefallen (vgl. Abschnitt 6.2.2.b). Die bei Frequenzänderungen normalerweise auftretenden zeitlichen Verzerrungen wurden bei der Erniedrigung durch gleichmäßiges Herausschneiden kleinster Strophenteile, bei den Erhöhungen durch echoartige Verdoppelungen von Elementteilen kompensiert.

6.2.5. Zur Bedeutung der Elementform

Nachbildung des Fitisgesangs durch Tongenerator

(Abb. 2 a und 27; Tab. 2, 5)

Für jedes Element der Strophe 11 wurde aus der Bandbreite seiner Frequenz und der Tonhöhe seiner intensitätsstarken Teile an Hand des Sonagramms ein ungefährer Frequenzmittelwert berechnet, der mit der Länge des betreffenden Elements als unmodulierter Sinuston vom Tongenerator übernommen und mit den originalen Elementabständen in eine Attr. (11/41) eingebaut wurde (Abb. 27). Die Versuche brachten interessanterweise Reaktionswerte, die nur relativ geringfügig über (RQ) bzw. unter (V/H) denen der Originalstrophe lagen. Auch die RH-Werte lagen mit $G = 46,8 \%$ und $F = 28,2 \%$ ganz in der Nähe von Attr. 11 (s. Abb. 14). Bewegungsreaktionen traten häufiger ($RH = 25,0 \%$), Laut-Reaktionen überhaupt nicht auf.

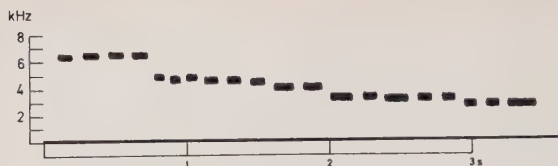


Abb. 27. Grob umrissene Nachbildung der Fitis-Originalstrophe 11 aus Sinustönen (Attr. 11/41).

Die Cutter-Methode der 90°-Schnitte (s. Abschnitt 2.5.) führte bei der sonst mit Attr. 11/41 identischen Attr. 11/42 auf Grund des harten Klangcharakters zu einer erheblichen Reduktion des V/H (von 94 auf 40 %). Während die Häufigkeit von Gesangs- (41,7 %) und Flug-Reaktionen (25,0 %) niedriger als bei Attr. 11/41 war, erhöhte sich der Anteil der Bewegungsreaktionen auf 33,3 %.

6.2.6. Der Einfluß von Lautäußerungen artfremder Vögel (Tab. 2,6)

a) Imitationen des Fitisgesangs durch andere Vogelarten (Abb. 28 und 29; Tab. 2, 6 a)

Fünf Imitationen des Fitisgesangs durch vier fremde Vogelarten erbrachten sämtlich übernormale RQ (117—141 %; d. h. relativ gleiche Reaktionsstärken). Im V/H zeigten sich dagegen erhebliche Unterschiede.

Von entscheidender Bedeutung für diese weitgehende Anerkennung der Imitationen als sehr artähnliche Strophen ist die Tatsache, daß die Imitatoren verschiedene Parameter des Fitisgesangs gut getroffen hatten, wie abfallende Tonhöhe, Frequenzlage der Strophe, Auftreten von Phrasierungen, Elementform und -länge und Größe der Elementabstände. Der Gesamtcharakter einer Fitisstrophe wurde allerdings in einer kleineren Zahl von Elementen und damit in einer verkürzten Strophenlänge zusammengefaßt.

Die Ursachen für die Unterschiede in den V/H-Werten lassen sich aus den bisherigen Befunden und dem Vergleich der Sonagramme (Abb. 28, 29 und 2) ersehen. Die Imitation des Rotkehlchens (Attr. 18/11) hätte nach meinen Beobachtungen während des Attr.-Vorspiels mit ihrem ersten, sehr fitisähnlichen Strophenteil eine größere Reaktionsstärke erzielt, als die Werte für die Gesamtattr. wiedergeben. Der doppelstrophenähnliche zweite Attrappenteil, dessen Elemente den komplizierten Bau typi-

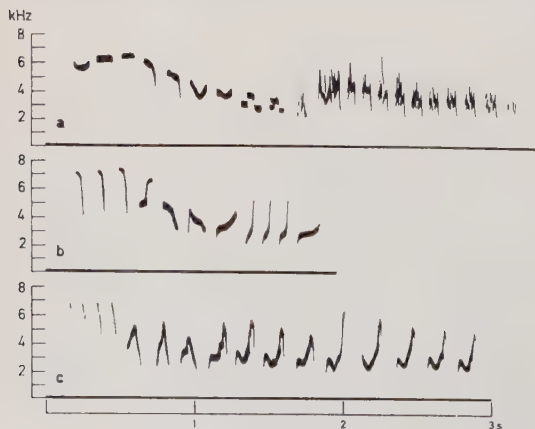


Abb. 28. Imitationen von Fitis-Strophen durch

- (a) Rotkehlchen (Attr. 18/11),
 - (b) Gartenrotschwanz (Attr. 20/11) und
 - (c) Sumpfrohrsänger (Attr. 19/11).
- (Aufnahmen von TRETZEL aus der Umgebung von Erlangen)

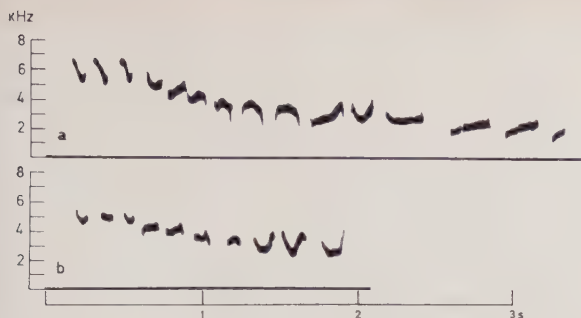


Abb. 29. Zwei Imitationen von Fitis-Strophen durch eine Schamadrossel:

(a) Attr. 20/12,

(b) Attr. 20/13.

(Aufnahmen von TRETZEL vom 4. 2. und 17. 2. 1970)

scher Rotkehlchen-Elemente aufwiesen, bewirkte ein schnelles Löschen der vom ersten Teil ausgehenden Wirkung (Langzeitwirkung bleibt aus). Die Imitation des Gartenrotschwanzes (Attr. 20/11), nach dem sonographischen Bild am fitisähnlichsten, lag wahrscheinlich auf Grund ihrer ca. 1 sec kürzeren Dauer in den Reaktionswerten knapp unter denen der Sumpfrohrsänger-Imitation (Attr. 19/11). Beiden Imitationen fehlte für eine bessere Langzeitwirkung ein ausgeprägter Strophenteil im 5 kHz-Bereich.

Die Imitation 1 einer Schamadrossel (Attr. 20/12) hatte ungefähr die Länge einer normalen Fitisstrophe und erreichte auch den V/H (98 %) der Originalstrophe 11. Bei der zweiten Imitation desselben Tieres (Attr. 20/13) ließen sich trotz geringerer E-Zahl verstärkte Reaktionen feststellen. Sie erklären sich, vor allem für V/H (174 %), daraus, daß die ersten 3 Elemente als Phrase bei 5 kHz liegen (vgl. Phrase 2 in Abb. 24 b und 25).

b) Regenruf des Buchfinken

(dem Erregungsruf des Fitis ähnliche Form; Tab. 2,6 b)

Zwei Regenrufe eines Buchfinken („huit“-Form, Abstand 1 sec) brachten als Attr. 15/11 auffallend starke Reaktionen. Während M. SCHUBERT (1969 b) auf Vorspiel des arteigenen Erregungsrufes stets ein Verstummen und stilles Annähern der vorher singenden Vt. beobachtet hatte, reagierten meine Vt. auf den Regenruf nie mit einem Verstummen, sondern mit einer Gesangsintensivierung (50 %) oder mit leisen Strophen (40 %), in einem Fall auch mit Mehrfach-Strophen. Suchbewegungen (B 1) und Umherhüpfen (B 5) am Singplatz waren mit einer RH von zusammen 80 % stark vertreten. Der Flug auf den LS zu war sehr selten, erfolgte dann aber in seine unmittelbare Nähe. In 20 % der Versuche lösten die Buchfink-Regenrufe beim Fitis Erregungsrufe aus. Irgendwelche Reaktionen der Fitis-♀ wurden nie beobachtet.

6.3. Gleichzeitiges Angebot

optischer und akustischer Attrappen

Die Reaktionen der Vt. wurden auch bei gleichzeitiger Verwendung von Vogel-Stopfpräparaten und von unveränderten Originalstrophen (Attr. 11) geprüft. Die Experimente (Mitte Juni 1968) waren zusätzlich als Wahlversuche zwischen jeweils zwei verschiedenen Stopfpräparaten angelegt.

Verwendet wurden zwei der eingangs beschriebenen LS, gegenseitiger Abstand 10—20 m. Ein Kippschalter ermöglichte die Wiedergabe der Attr. auf dem einen oder anderen LS. Die Vogelbälge waren direkt über dem LS am Ast befestigt. Vorgespielt wurden Einzelstrophen. Sobald das Interesse des Vt. nachließ, wurde erneut eine Strophe angeboten. Den Versuch beendete ich spätestens dann, wenn das Vt. einen der Bälge direkt attackiert hatte.

Der Vogelbalg allein wurde vom Vt. nie beachtet. Dazu war stets das Vorspielen einer Attr. notwendig. Die häufigsten Reaktionen stellten das Verstummen des Gesangs, der geradlinige Flug in die Nähe des LS, das z. T. schon im Flug beginnende, in der Nähe des Vogelbalgs dann lange anhaltende Flügelvibrieren, das unschlüssige Umherhüpfen und der nach einiger Zeit einsetzende intensive Gesang mit z. T. mindestens 6facher Strophenhreihung dar. Nach Vorspiel von weiteren Strophen folgten die Reaktionen schneller, heftiger werdend und in größerer Nähe (bis ca. 20 cm) des vorgetäuschten Aggressors (niemals auf den darunterhängenden LS!). Dafür trat auch schneller eine scheinbare Beruhigung der Vt. ein. Die Fitisse näherten sich z. T. im Singflug (ein sehr selten auftretendes Verhalten), zogen ihre Kreise beim Umherhüpfen im Geist immer enger um den Balg, wobei in Form von betontem Vorrücken des Kopfes in Richtung auf das Stopfpräparat Andeutungen von Attacken gezeigt wurden, und äußerten im Scheinpicken Übersprungsverhalten. Nach der — individuell sehr verschieden — etwa 12. Attr. endete die sprungweise Annäherung mit einem aus kürzester Entfernung ausgeführten plötzlichen Angriff auf den Balg (vom Schwanzende her!). Mit vorgestreckten Füßen und gespreizten Zehen ließ sich das Vt. blitzschnell auf dem Kopf des Balgs nieder, um nach einem kräftigen Schnabelhieb auf die Kopfpartie sich etwa 5 cm über den Rivalen zu erheben, einen kurzen Moment im Rüttelflug stehen zu bleiben und sich erneut auf den Kopf zu stürzen. Dieser Vorgang wiederholte sich etwa 3—5mal. Danach unterbrach das Vt. die Attacken, setzte sich auf einen benachbarten Ast und beobachtete den bewegungslosen Gegner. Nach etwa 10 sec wiederholte das Vt. 5—7mal diese Angriffe, nun von der Kopfseite her. Mit einigen Federn aus der Nackenregion des Balgs im Schnabel ließ das Vt. endlich vom Gegner ab, hüpfte im Umkreis von etwa 1,5 m weiterhin in der Nähe des Balgs umher und begann, nachdem während der Attacken keine Lautäußerungen zu vernehmen waren, mit intensivem Gesang und gelegentlichem Scheinpicken. (In diesem Erregungszustand konnte ich mich dem Vt. bis auf 2 m nähern, bevor es von mir Notiz nahm und sich langsam in Richtung seiner Singwarte entfernte.)

Als Variante im stärksten Angriffsverhalten war zu beobachten, daß sich das Vt. zwischen zwei Attacken auf dem Bürzel des Stopfpräparates niederließ und dort ca. 3 sec untätig verharrte. In einem anderen Fall war die Befestigung des Balgs am Kiefernast den vehementen Angriffen des Fitis nicht gewachsen. Den langsam abkippenden Balg bestürmte das Vt. weiter, und selbst als der Gegner mit dem Rücken nach unten am Ast hing, verkallte und verbiß sich der Fitis ebenfalls rücklings in das Kopfgefieder.

Die vorstehenden Reaktionen wurden ohne Unterschied bei Stopfpräparaten des Fitis, der Klappergrasmücke (*Sylvia curruca*) und des Gelbrücken-Nektarvogels (*Aethopyga siparaja*) registriert.

Damit wird die Vermutung bestätigt (vgl. Abschnitt 3.), daß optische Auslöser für die Revierverteidigung des Fitis von höchst untergeordneter Bedeutung sind. Die Gestalt des Eindringlings hat nur die Aufgabe, das aggressionsmotivierte Verhalten des Revierbesitzers auf sich punktuell zu konzentrieren. (Bewegungen des Gegners beschleunigen das Erreichen eines Aggressionshöhepunkts sicher erheblich.) Die versteckte Lebensweise des Fitis macht es auch verständlich, daß der Orientierung nach akustischen Merkmalen die vorrangige Bedeutung zukommt.

Die gewählte Versuchsanordnung ergab ferner, daß sich der revierbesitzende Fitis gegenüber dem näher an seinem Singbaum befindlichen Vogelbalg wesentlich aggress-

siver verhielt als gegen den mehr Richtung Reviergrenze liegenden. Letzterer wurde anfangs nie direkt angefliegen, sondern stets erst aus 2—3 m Entfernung stumm beobachtet. (Von hier aus kam es auch manchmal zu Verfolgungsjagden mit dem angrenzenden Reviernachbarn.) Attacken auf den Balg konnten erst nach einer größeren Zahl von vorgespielten Strophen erzwungen werden, als dies näher am Revierzentrum der Fall war. Außerdem beobachtete ich, daß das Vt., wenn ihm schon die Standorte beider Stopfpräparate bekannt waren, einige Male erst den singbaumnäheren Rivalen anflieg, obwohl die Attr. aus dem LS beim singbaumferneren Vogelbalg vorgespielt worden war. Gegenüber der sonst sehr gezielt arbeitenden akustischen Orientierung hatten hier in der Erregung offenbar räumliche Wertunterschiede des Reviers den Vorrang erhalten und eine Täuschung bewirkt. (Evtl. spielte auch Gewöhnung eine Rolle.)

7. Diskussion

Parameter-Analysen im Vogelgesang zwingen im Freiland schon von der Wahl des Vt. her zu speziell abgestimmten Methoden, die auf Biotopcharakter, Zeit der Anwesenheit, Standorttreue, Verhalten, akustische Reizbarkeit, Störanfälligkeit u. a. m. Rücksicht nehmen müssen. Daneben spielen aber auch Faktoren eine Rolle, die bei möglichst präzisen Untersuchungen ebenfalls von ausschlaggebender Bedeutung sind und bisher entweder überhaupt nicht beachtet oder trotz Feststellung übergangen worden sind. Für eine Vielzahl von Vogelarten dürften nämlich prinzipiell ähnliche Verhältnisse zutreffen, wie sie hier beim Fitis beschrieben werden.

Danach zeigt das Vt. schon im experimentell nicht beeinflussten Zustand deutlich jahreszeitliche Abhängigkeiten in der Kontinuität (Abb. 7 a) und Dauer (Abb. 9) des Strophenabstandes und in verschiedenen weiteren Verhaltensweisen (Abb. 12 a). Das selbe trifft auch tageszeitlich zu (Abb. 7 b, 10, 12 b). Mit meist ausgeprägter Deutlichkeit erscheinen diese Rhythmen auch in den Reaktionen auf Attrappenversuche, sei es jahreszeitlich (Abb. 7 a, 15 a, 18) oder tageszeitlich (Abb. 7 b, 15 b, 19).

Alle diese dekadens- und stundenweise nachgewiesenen Verschiebungen gehen in die Attr.-Ergebnisse ein und lassen sie dann nicht mehr untereinander vergleichbar werden, v. a. wenn kein einheitlicher Bezugspunkt experimentell aufgesucht wurde und wenn nur relativ wenige Versuche, noch dazu in einem zu kleinen Zeitraum, durchgeführt wurden. Deshalb empfiehlt es sich, die Reaktionen des Vt. auf den Originalgesang oder -ruf über eine ganze Beobachtungssaison gleichmäßig und häufig zu untersuchen und insgesamt als intraspezifische Vergleichsbasis mit 100 % anzusetzen (vgl. Abschnitt 2.6. und Tab. 2). Bürgert sich dieser Bezugspunkt ein, so lassen sich auch interspezifische Parametervergleiche anstellen. Eine weitere Verfeinerung, indem beliebige Attr.-Ergebnisse auf den Original-RQ des betreffenden Testzeitraums bezogen werden (s. Abb. 18 a), halte ich nicht für praktikabel. Hier müßten dann auch Unterschiede im Tagesrhythmus und in den meteorologischen Abhängigkeiten (Abb. 11, 13, 21) berücksichtigt werden, so daß die Auswertung zu polyfaktoriell würde. Besser erscheint mir die häufigere Testung jeder Attr. über alle Tageszeiten und die Saison hinweg.

Eine Aufgliederung des allgemeinen Bezugswertes von 100 % nach verschiedenen Abhängigkeiten liefert Hinweise, wann Tests eingeschränkt oder unterlassen werden sollten. So erwiesen sich beim Fitis z. B. Versuche bei hohen Temperaturen (Abb. 21. 20—26° C: RQ = 34 %) und an erregten Vt. (Abb. 20. L 1: RQ = 59 %) als ungünstig. Man wird dementsprechend die Versuchszeit und die Methodik wählen, um solche Faktoren zu umgehen (vgl. Abschnitt 2.6.).

Die Wahl der Auswertungsmethode der Versuchsergebnisse hat einschneidendere Bedeutung, als überhaupt zu vermuten war. Wurden bisher nach $\pm$ subjektiven und vereinfachten Verfahren praktisch nie übernormale, d. h. über 100 % hinausgehende Reaktionsstärken festgestellt oder zumindest methodisch unfassbar gemacht, so führte die Objektivierung durch Meßverfahren (Dauer der Strophenabstände, s. Abb. 16; Reaktionshäufigkeit nach Vorspiel der Originalstrophe, s. Abb. 14) zu einer großen Anzahl von übernormalen Werten (Tab. 1 und 2). Das trifft nicht nur für die Kurzzeitwirkung der Attr. zu, sondern auch für die hier erstmals analysierte und systematisch verwendete Langzeitwirkung.

Diese Reaktionsverhältnisse stellen evtl. ein im größeren Umfang gültiges Prinzip dar, das nur auf dem Wege objektiver Messung zu entschlüsseln ist. Die bisher einzige derartige Untersuchung und gleichzeitige Bestätigung dieser Vermutung findet sich bei SCHUBERT & OEHLER (1970), wo eine Versuchsreihe am Zeisig (*Carduelis spinus*) für veränderte Kontaktrufe zahlreiche übernormale Werte erbracht hat (maximal 143,6 %). Die Ergebnisse waren durch elektronische Zählungen akustischer Einzelimpulse des Vt. zustandegekommen.

Die Zahl schwach reaktionsauslösender oder ganz reaktionslos gebliebener Attr. war bisher relativ groß gewesen, auch wenn dies davon abhängt, bis zu welchen Extremen man Gesangsveränderungen getrieben hat. Mit den objektivierten Methoden werden bei vergleichbaren Versuchen solche Reaktionswerte zu seltenen Ausnahmefällen (Tab. 1 und 2), wie auch die Ergebnisse bei SCHUBERT & OEHLER (1970) erkennen lassen.

Das Auftreten von übernormalen bzw. selten den Nullwert erreichenden Reaktionsstärken läßt meiner Ansicht nach folgende Erklärung zu:

Der Fitis hat nur mit Revier-Eindringlingen zu rechnen, die typische, unveränderte Strophen vortragen. Sobald überhaupt arteigene Lautäußerungen ertönen, erwartet der Revierbesitzer ganz selbstverständlich ein natürliches Klanggebilde, auf das er, in einer Art Vorprogrammierung, zielgerichtet und mit einem vergleichsweise geringen Aufwand an Reaktionsintensität anspricht. In dem Moment aber, wo arteigene Strophen durch experimentelle Veränderungen entsteht sind und in irgendeiner Form dem vermutlich relativ starren Erwartungsschema des Vt. nicht mehr entsprechen, haben solche Attr. neben einer reaktionsmindernden auch oft erregungssteigernde Wirkung. Es werden also nicht nur die fitiseigenen oder -ähnlichen Attr.-Teile als art-eigen erkannt, sondern auch zusätzlich die vom Normalfall abweichenden Veränderungen als nicht artgemäß wahrgenommen und mit Erregung beantwortet. Dieses Verhalten spricht dafür, daß sich auch Fitisse ähnlich den Heidelerchen (TRETZEL

1965) nicht nur nach Einzelmerkmalen der Attr. richten, sondern auch nach dem akustischen Gesamteindruck.

Die Rangfolge der Phrasen innerhalb der Fitisstrophe (Abb. 25) läßt zwei Prinzipien erkennen:

Die Kurzzeitwirkung weist 3 Schwerpunkte auf, die über Phrase 1—3—6 zunehmend an Bedeutung verlieren. Auch die mit einer Verbindungsfunktion dazwischenliegenden, auslöseschwächeren Phrasen büßen mit fortlaufender Strophe weiter an Reizwirkung ein (Phrase 2—4—5—7). Während im RQ die Differenz der beiden Extreme (Phrase 1 und 7) mit 166 % beträchtlich ist, verläuft V/H mit 96 % Unterschied (Phrase 2 und 7) ausgeglichener.

Die Langzeitwirkung hat 2 Schwerpunkte (Phrase 2 und 6). Die übrigen Phrasen verzeichnen auch hier mit fortlaufender Strophe einen zunehmenden Wirkungsverlust (Phrase 1—3—4—5—7).

(Bei M. SCHUBERT 1969 b, ergab eine 5phrasige Teststrophe: Schwerpunkt auf Phrase 1 und 4; Phrase 5 mit verringerter, Phrasen 2 und 3 ohne jede Reizwirkung.)

Die Ergebnisse der Phrasen-Untersuchungen lassen manche anderen Befunde verständlicher erscheinen. Während in der 2. Strophenhälfte (Attr. 11/16; 11/18; 11/20) mit den Phrasen 4, 5 und 7 die Anteile mit der geringsten Auslösewirkung vereinigt sind, geht die verstärkte Reizwirkung der 1. Strophenhälfte (Attr. 11/15; 11/17; 11/19) auf die Phrasen 1—3 zurück.

Als Strophenteil mit besonderer Bedeutung hat sich der Frequenzbereich um 5 kHz herausgestellt. Nach übereinstimmenden Ergebnissen mit verschiedenen arteigenen Attr. (12/12; 12/11; 11/32; 11/21; 11/23) und einer Imitation (Attr. 20/13) geht von dieser Tonhöhenlage im Fitisgesang die größte Langzeitwirkung aus. (M. SCHUBERT 1969 b, fand durch Frequenzfilterungen: allgemein wirksamste Tonhöhe bei 5—6 kHz.) Die gleiche, etwas schwächere Wirkung lassen auch Strophenteile in 3 kHz-Lage erkennen (Attr. 11/36; 14/12; 14/11). Damit stellen diese beiden Bereiche mit der dazwischenliegenden Frequenzlinie von 4 kHz eine gewisse Parallelität zum Gesangsaufbau des Rotkehlchens dar (BREMONT 1967).

Eine Reduktion der Elementzahl macht sich weniger in der Kurzzeitwirkung einer Attr. bemerkbar als vielmehr in einer Verminderung der Langzeitwirkung. Dies bestätigen nicht nur arteigene Attr. von etwa halber Strophenlänge (Attr. 13/12; 11/15), sondern auch zu kurz geratene Imitationen der Fitisstrophe durch fremde Vogelarten (Attr. 20/11; 19/11).

Die verschiedenartigsten Phrasenreihungen zeigen sehr deutlich: Phrasen mit großer Reizwirkung erreichen durch Reihungen eine erhebliche Wirkungszunahme, wobei sich der erhöhte Reaktionswert aber nicht additiv aus den Werten der Einzelteile zusammensetzt, sondern niedriger bleibt. Die Vergrößerung der Elementzahl einer Phrase stellt damit beim Fitis kein spielerisches und unbedeutendes Prinzip dar, sondern besitzt reizverstärkende Funktion. Die Reihung auslöseschwacher Phrasen erzielt dagegen weiterhin nur schwache, gelegentlich sogar nachlassende Reaktionen (vgl.

Tab. 2,1 d und e). Bei der Heidelerche hat eine Reihung verschiedener Motive (= Phrasen) nicht eine Summation, sondern eher eine Abnahme der Reizwirkung zur Folge (TRETZEL 1965). Beim Zilpzalp (G. SCHUBERT 1971) stellte sich die Zahl der Elemente pro Strophe ebenfalls als nicht entscheidend heraus, da schon ein einziges Element aggressive Reaktion auslöste.

Die Umstellung von Phrasen (Attr. 11/21) führte zu starker Reaktion. Zwei Gründe erscheinen dafür maßgebend: Zum einen wurde die Phrasenfolge bewußt so gewählt, daß sich ständig ein großer Tonhöhenwechsel ergab, wie er in der Phrasenfolge einer natürlichen Strophe in wesentlich abgeschwächter Form ebenfalls vorhanden ist, und zum anderen standen am Schluß der Attr. mit Phrase 2 und 4 zwei Strophenteile, die im Gegensatz zur Schlußphrase 7 eine größere Reizwirkung besitzen. Auch die möglichst unnatürliche Vertauschung der Elementfolge (Attr. 11/23) brachte trotz Phrasenauflösung mit ihrem ständigen Wechsel der Frequenzlage sehr große Reaktionswerte (auch wegen der hochfrequenten Elemente am Schluß). Wurden dagegen Strophenteile nach dem Gesichtspunkt entfernt, daß sich die obere Grenzfrequenz der zurückbleibenden Elemente im Strophenvverlauf kontinuierlich absenkte (Attr. 11/13), so blieb jegliche Langzeitwirkung aus (die Kurzzeitwirkung lag noch im übernormalen Bereich). Einem ständigen Wechsel in der maximalen Frequenz von Phrasen oder Einzelementen kommt demnach eine entscheidende Bedeutung in der Langzeitwirkung der Fitisstrophe zu. Ein Tonhöhenwechsel von Phrase zu Phrase stellt in den Gesängen des Rotkehlchens (BREMONT 1967) und des Zaunkönigs (BREMONT 1968 a) den entscheidenden Parameter dar.

Den Einschwingvorgängen der Elemente kommt nach den Ergebnissen mit Attr. 11/54 eine gewisse Bedeutung zu, die aber nicht so groß zu sein scheint, wie sie TRETZEL (1965) bei der Heidelerche festgestellt hat.

Auf eine umrißhafte Nachbildung der Fitisstrophe mittels Sinustönen (Attr. 11/41) registrierte ich optimale Reaktionswerte, in der Kurzzeitwirkung sogar übernormale Reaktionsstärken. Daraus kann der Schluß gezogen werden, daß der intraelementaren Frequenzmodulation nicht die von M. SCHUBERT (1969 b) auf Grund einer entsprechenden Nachbildung zugesprochene vorrangige Bedeutung zukommt, denn ihr Verlust kann durch noch vorhandene andere Gesangsparameter vollständig ausgeglichen werden.

Ob jedes einzelne Fitis-Element als solches erkannt wird, ist nicht direkt untersucht worden. Die Überprüfung extrem kurzer akustischer Signale, wie sie Fitis-Elemente darstellen, ist im Freiland zu vielen Störungsquellen und damit zu großen Unsicherheitsfaktoren ausgesetzt. Aus Beobachtungen an verschiedenen Attr., insbesondere auch aus den Reaktionen auf Vorspiel von Einzelphrasen (Attr. 12/12) und auf extrem entstellte Attr. (Attr. 13/13; 13/22; 13/21; 11/24) entnehme ich aber, daß jedes Element für sich schon als arteigen erkannt wird und reaktionsauslösend wirkt.

Kurzzeit- und Langzeitwirkung einer Attr. sind nicht nur zeitlich getrennte Größen, sondern unterscheiden sich auch in ihrem Bezug auf die auslösende Situation (vgl. Abschnitt 2.6. und 6.2.). Während erstere mehr die Momentanerregung des Vt. nach

einem akustischen Reiz als Ganzem wiedergibt, spiegelt letztere vor allem die Einstellung des Vt. zu Teilaspekten dieses Reizes wieder (wobei das Ende der Attr. die Hauptrolle spielt, da die Reizwirkung des Anfangs einem Löscheffekt zum Opfer fallen kann).

Die folgende Übersicht stellt in 4 Gruppen zusammen, welche Gesangsparameter für RQ und V/H in wechselnder Beziehung zum Wert der Originalstrophe (= 100 %) ausschlaggebend sind. (Die Reihenfolge in den Gruppen basiert auf dem Mittelwert der Addition der RQ- und V/H-Prozentangaben und beginnt jeweils mit dem Höchstwert. Weiter sind angegeben: Prozentualer Anteil der Attr. einer Gruppe an der Gesamtzahl; Bereich der Werte von RQ bzw. V/H sowie das dazugehörige Mittel $\bar{x}$.)

1. Kurzzeit- und Langzeitwirkung über 100 %
(bei 22 % der Attr.)

(RQ zwischen 189 und 100 %; $\bar{x}$ = 132 %)

(V/H zwischen 268 und 100 %; $\bar{x}$ = 151 %)

Mehrphrasige Teile des Strophenanfangs (= 194 %); starker Tonhöhenwechsel bei aufeinanderfolgenden Elementen; Elementvermehrung der 1. Phrase (7 kHz); Imitationen mit deutlicher Phrase im 5 kHz-Bereich (Schamadrossel); Vermehrung der Elemente der ersten Strophenhälfte; Phrasen im 3 kHz-Bereich; 30 %ige Erniedrigung der Strophenfrequenz; Reihung von Phrasen mit steilflankigen Elementen (7—3 kHz); gleichbleibender Pegel innerhalb jedes Elements; elektronische Strophennachbildung mit natürlichem Frequenz- und Pegelverlauf; Elementvermehrung im 3 kHz-Bereich; entstellte Elementvermehrung (als Anfang) der 2. Strophenhälfte; Originalstrophe (= 100 %).

2. Kurzzeitwirkung über 100 %, Langzeitwirkung unter 100 %
(bei 33 % der Attr.)

(RQ zwischen 206 und 100 %; $\bar{x}$ = 133 %)

(V/H zwischen 98 und 2 %; $\bar{x}$ = 62 %)

Strophe mit künstlichem Obertonreichtum (= 139 %); Doppelstrophen; vertauschte Strophenhälften; 1. Hälfte von Doppelstrophen; Strophenimitationen von etwa Originallänge (Schamadrossel); Strophennachbildung aus unmodulierten Sinustönen; 2. Hälfte von Doppelstrophen; Reihungen von Originalstrophen; Reihung von Phrasen im 4 kHz-Bereich; Kurzimitationen von Sumpfrohrsänger und Gartenrotschwanz; entstellte Elementvermehrung (am Ende) der 1. Strophenhälfte; Veränderung der Einschwingvorgänge der Elemente; 1. Strophenhälfte; mit dem letzten Element beginnende verkehrte Strophe; 2. Strophenhälfte; Rotkehlchen-Imitation mit Löscheffekt ausübendem arteigenen zweiten Strophenteil; Fehlen eines Wechsels in der Maximalfrequenz von Phrasen oder Einzelementen (= 59 %).

3. Kurzzeitwirkung unter 100 %, Langzeitwirkung über 100 %
(bei 8 % der Attr.)

(RQ zwischen 98 und 82 %; $\bar{x}$ = 92 %)

(V/H zwischen 250 und 120 %; $\bar{x}$ = 160 %)

Phrase im 5 kHz-Bereich (= 172 ‰), auch in gereihter Form; Vertauschung der Phrasen (dabei starker Tonhöhenwechsel und 5 kHz-Phrase im 2. Strophenteil); Regenruf des Buchfinken (huit-Form); 30 ‰ige Erhöhung der Strophenfrequenz (= 106 ‰).

4. Kurzzeit- und Langzeitwirkung unter 100 ‰

(bei 37 ‰ der Attr.)

(RQ zwischen 99 und 8 ‰; $\bar{x}$ = 65 ‰)

(V/H zwischen 90 und 2 ‰; $\bar{x}$ = 45 ‰)

Reihung der auf doppelte Zeitdauer gedehnten Schlußphrase (= 81 ‰); Dehnung der Strophe auf doppelte Zeitdauer; niederfrequente Phrasen und ihre Reihungen; Isolation der 1. Phrase; durch Elemententfernung auf halbe Zeit verkürzte Strophe; 50 ‰ige Strophenbeschleunigung; 50 ‰ige Erhöhung der Strophenfrequenz; entstellte Elementvermehrung (am Ende) der 2. Strophenhälfte; Phrasenauflösung und Verschleierung des normalen Tonhöhenverlaufs der Strophe; 30 ‰ige Strophenbeschleunigung; gleichbleibender Pegel während der ganzen Strophe; Reihung der Schlußphrase; Dehnung der Schlußphrase auf doppelte Zeitdauer; Vermischung von arteigenen mit artfremden Elementen; Zilpzalp-Elemente als 2. Strophenhälfte (Löscheffekt) oder als 1. Strophenhälfte (Blockierung) (= 5 ‰).

Zusammenfassung

1. In den Jahren 1967 bis 1971 (ohne 1969) wurden im Freiland (Raum Mittelfranken, Bayern) an ca. 380 Fitissen (*Phylloscopus t. trochilus*) unter akustischer Vortäuschung eines arteigenen Reviereindringlings 72 verschiedene Klangattrappen (= Attr.) aus arteigenen, artfremden und künstlich erzeugten Gesangsstrophen in ca. 1800 Tests auf ihre Reizwirkung hin untersucht. Die ausgelösten Reaktionen der Versuchstiere (= Vt.) gaben Hinweise, welche Bedeutung der Änderung bestimmter Gesangsparameter zukommt.
2. Gleichzeitig erfolgten an ca. 650 ungereizten Vt. Untersuchungen und Beschreibungen des Einflusses jahreszeitlicher, tageszeitlicher, meteorologischer und anderer Faktoren auf die Kontinuität der Strophenabstände (= normierte Differenz der Strophenabstände einer Strophenfolge), die Dauer der Strophenabstände (= Länge der Pausen zwischen 2 aufeinanderfolgenden Strophen) sowie auf weitere akustische und motorische Verhaltensweisen. Dabei zeigte sich u. a.:
 - (1) Die Dauer der Strophenabstände (= SA) ist ein Maß für den Erregungsgrad des Vt. (kurze SA = starke Erregung).
 - (2) Das Gesangsverhalten weist 2 deutlich verschiedene Rhythmen auf: (a) Jahreszeitlich besteht eine direkte Proportionalität zwischen der Intensität des Strophenvortrags und der Dauer der SA. Zudem treffen lange, gleichmäßige und kurze, ungleichmäßige SA aufeinander. Die Ergebnisse werden mit Faktoren des Fortpflanzungszyklus in Zusammenhang gebracht. (b) Tageszeitlich liegen die Verhältnisse auf Grund anderer Aktivitätsschwerpunkte größtenteils genau umgekehrt.
 - (3) Bei niedrigsten meteorologischen Daten sind beste Kontinuität und durchschnittliche SA-Dauer anzutreffen, bei höchsten Daten schlechte Kontinuität und verkürzte SA.
3. Reaktionsauslösende Attr. bewirken im Durchschnitt eine 1,5fache Vergrößerung der Gesangskontinuität. Demnach kommt der Regelmäßigkeit revierkennzeichnender akustischer Signale für die Revierverteidigung eine große Bedeutung zu. Jahreszeitlich bestätigt dies die bei ungereizten Vt. registrierte Situation. Tageszeitlich liegen dagegen die Verhältnisse

genau umgekehrt, was mit Aktivitätsschwerpunkten der Nahrungssuche und der Revierverteidigungsbereitschaft erklärt wird.

4. Zur Objektivierung und Präzisierung der Aussagen über die reaktionsauslösende Wirkung von Attr. wurden neue Methoden angewandt:

RQ-Wert: Die absolute Häufigkeit der auf 206maliges Vorspiel jeweils einer Fitis-Originalstrophe gezeigten einzelnen Reaktionen wurde mit der Anzahl der entsprechenden Reaktionen auf das jeweils einmalige Vorspiel bestimmter Attr. multipliziert, die Summe dieser Produkte durch die Anzahl der Versuche dividiert. Dieser Quotient wurde auch in % des RQ der Originalstrophe ausgedrückt. (Da die dem RQ zugrunde liegenden Reaktionen $\pm$ unmittelbar nach der Attr. geäußert werden, stellt der RQ eine Aussage über die **Kurzzeitwirkung** der Attr. dar.)

V/H-Wert: Quotient aus den gemittelten SA im Gesang vor und nach Vorspiel einer Attr., ausgedrückt auch in % des V/H der Fitis-Originalstrophe. (Da der neu einsetzende Gesang nach Vorspiel einer Attr. die letzte Reaktion des Vt. bedeutet, stellt V/H eine Aussage über die **Langzeitwirkung** der Attr. dar.)

Als Ergänzung verwendete weitere Methoden:

RH-Wert: Prozentuale Häufigkeit, mit der eine bestimmte Reaktion pro Versuch festgestellt wurde.

RM-Wert: Zahl der verschiedenen Reaktionen nach Vorspielen einer Attr.

kR-Wert: Prozentuale Häufigkeit der reaktionslos gebliebenen Versuche.

5. Das akustische und motorische Verhalten der Vt. nach Reizung mit einer Originalstrophe wurde klassifiziert, beschrieben und in jahreszeitlicher, tageszeitlicher und meteorologischer Verteilung untersucht. Dasselbe erfolgte mit der Reaktionsstärke, der Dauer der SA und der Zahl der Reaktionen auf Vorspiel der Originalstrophe

6. Ergebnisse der Attr.-Untersuchungen:

(1) Zahlreiche Attr. übertreffen sowohl in der Kurzzeit- (= KZW) als auch in der Langzeitwirkung (= LZW) die Originalstrophe. Jede der Attr. wirkte reaktionsauslösend. Ursachen und Gründe dieser Ergebnisse werden diskutiert.

(2) Doppelstrophen besitzen hohe KZW, aber geringe LZW. Ihr erster Strophenteil ist stärker reaktionsauslösend als der zweite. Die isolierten Hälften einer Normalstrophe verlieren an Reizwirkung, vor allem die zweite. Artfremde Gesangsteile haben auf arteigene eine Art Löscheffekt und senken damit deren reaktionsauslösende Wirkung. Die Vermehrung arteigener Strophenanteile hat, selbst in entstellter Form, eine Reaktionsverstärkung zur Folge. Der Löscheffekt vergrößert sich, wenn artfremde oder entstellte arteigene Gesangsteile am Ende der Attr. stehen. Umgekehrt können einleitende markante Fremdlaute eine Blockierung für nachfolgende arteigene Gesangsteile bewirken. Umstellung der Strophenhälften erhöht die KZW, senkt aber, wie eine verkehrte Reihung der Elemente, die LZW. Phrasenumstellung und Auflösung der Phrasen unter Beibehaltung eines starken Tonhöhenwechsels der Elemente vergrößern die Reaktionsstärken. Innerhalb der untersuchten 7phrasigen Originalstrophe nimmt die Gesamtreizwirkung über die Phrasen 1-2-3-6-4-5-7 ab (KZW: 1-3-6-4-2-5-7; LZW: 2-1-3-6-4-5-7). Von Strophenteilen im Frequenzbereich um 5 kHz geht die größte LZW aus (in der 2. Strophenhälfte vom 3 kHz-Bereich). Gut wirkende Phrasen erzielen durch Reihung eine Reizverstärkung, bei Phrasen mit schlechter Auslösewirkung bleibt sie weiterhin relativ schwach oder kann sogar nachlassen. Bereits das einzelne Element wird als arteigen erkannt.

(3) Verschiedenartige Verkürzung der Strophe hat einen großen Verlust an LZW zur Folge, ebenso eine Vergrößerung der Elementabstände. Fehlt der ständige Wechsel in der oberen Grenzfrequenz von Phrasen oder Einzelelementen einer Strophe, so erhöht sich die KZW, die LZW ist 0.

- (4) Elektronisch erzeugter Obertonreichtum erhöht die KZW der Strophe sehr stark. Während das Gleichbleiben des Pegels innerhalb eines Elements gute Reaktionen erzielt, bedeutet es innerhalb der Strophe die Aufhebung jeder LZW. Eine Verzerrung der Einschwingvorgänge der Elemente erhöht die KZW und erniedrigt die LZW.
- (5) Die 30 %ige Erniedrigung der Tonhöhe verstärkt die KZW erheblich, eine 30 %ige Erhöhung vergrößert die LZW. Stärkere Erhöhung bewirkt Verringerung der Reizstärke.
- (6) Eine umrißhafte Nachbildung der Strophe aus unmodulierten Sinustönen ließ gleiche Reizwirkung wie die Originalstrophe feststellen. Das Fehlen der intraelementaren Frequenzmodulation wird durch andere Gesangsparameter kompensiert.
- (7) Imitationen des Fitisgesangs durch andere Vogelarten erreichen übernormale KZW, ihrer reduzierten Elementzahl wegen aber eine verringerte LZW. Der Regenruf des Buchfinken („huit“-Form) ruft anhaltende Reaktionen hervor. Dagegen bleiben Gesänge anderer Vogelarten ohne jegliche Wirkung.
- (8) Gleichzeitige Versuche mit Stopfpräparaten verschiedener Vogelarten und mit Originalstrophen des Fitis zeigen, daß die optische Orientierung unbedeutend ist und die Vogelgestalt nur zur punktuellen Konzentration des Aggressionsverhaltens dient. Die Verteidigungsbereitschaft besitzt ihr Maximum im Revierzentrum und nimmt zur Reviergrenze hin ab.

Summary

Analysis of species-isolating parameters in the song of the Willow Warbler (*Phylloscopus t. trochilus*) with investigations to render analytical methods more objective

1. In acoustic simulations of a con-specific territorial intruder, 72 different playback experiment songs (= Attr.) using songs of the species, songs of other species and artificially constructed songs were tested to determine their releasing value upon the Willow Warbler. The individuals' (= Vt.) reactions provided an indication of what meanings are associated with the alteration of specific song parameters. The study was performed in the field (Mittelfranken, Bavaria) between 1967 and 1971 (1969 excepted) and involved ca. 1800 tests upon ca. 380 Vt.
2. Simultaneously were conducted upon ca. 650 unprovoked Vt. studies of the effect of seasonal, time of day, meteorological, and other factors upon the duration of the pause between songs (= SA), upon the regularity of the SA, as well as upon other acoustic and motor behaviour. It was established, among other things:
 - (1) The SA is a measure of the level of excitation of the Vt. (short SA = high excitation).
 - (2) Two clearly distinguishable rhythms are exhibited in the song habits: (a) Seasonally there is a direct proportion between the loudness of the song and the duration of the SA. There is also a seasonal association between length and regularity of the SA. These results are shown to be associated with the reproductive cycle. (b) According to the time of day these relationships are in general exactly reversed, due to other important activities.
 - (3) The greatest regularity and length of SA are found at the lowest meteorological data recorded; poor regularity and reduced SA at highest data (Abb. 11).
3. Reaction producing Attr. increase SA regularity by an average of 50 %. Accordingly, regularity of the acoustic signals which characterize a territory is of considerable significance for its defence. This confirms seasonally the situations observed by unprovoked Vt., although in any one day the relationship is exactly the opposite, something which is explained by feeding behaviour and defence activity.

4. In order to render the statements about the effect of an Attr. more objective and precise, new analytical methods were enlisted:

RQ-Value (of an Attr.): The number of times a specific reaction occurred after playing a certain Attr. was multiplied by the number of times that same reaction was observed in the course of playing an original *trochilus* song throughout the year 206 times, and the sum of these products divided by the number of times the Attr. had been played. This quotient is also expressed as a percentage of the RQ of the genuine *trochilus* song. (Since the reactions upon which the RQ is based appear more or less immediately after the playing of the Attr., the RQ describes the short-time-effect (*Kurzeitwirkung* = KZW) of the Attr.

VH-Value: The average SA before the playing the Attr. was divided by the average SA which followed. The ratio is also expressed as a percentage of the V/H of the original *trochilus* song. (Since the resumed song after the playing of an Attr. signifies the final reaction of the Vt., the V/H describes the long-time-effect (*Langzeitwirkung* = LZW) of the Attr.

Other values are:

RH-Value: Percentage of the trials in which a specific reaction was obtained.

RM-Value: Total number of different reactions elicited by an Attr.

kR-Value: The percentage of those trials which resulted in no reaction.

5. The acoustic and motor behaviour of the Vt. after excitation by a genuine *trochilus* song was classified, described, and investigated to discover relationships to season, time of day, and meteorological conditions. Intensity of the reaction (i.e. RQ), SA duration, and the total number of different reactions per playing of the genuine song were so investigated.

6. Results of the Attr. investigations:

(1) Many of the Attr. surpass the genuine song in both the KZW and LZW. Each of the Attr. produced a reaction. The reasons for this result are discussed.

(2) Double songs elicit high KZW but meager LZW. Their first half produces a stronger reaction than the second. The separated halves of a normal genuine song lose releasing values, especially the second. Adding part of the song of another species to the *trochilus*' song produces a sort of obscuring effect and reduces the song's releasing value. Increasing the number of genuine notes, even when these are changed, produces heightened reactions. The obscuring effect increases when foreign or changed genuine notes come at the end of an Attr. A foreign note appearing prominently at the beginning of an Attr. can nullify the following genuine portion. Interchanging the halves of a song increases the KZW but reduces, as does also the reversal of the notes, the LZW. Interchanging the motives, or distributing them among each other in such a way as to emphasize marked pitch changes, increases the reactions. In order of decreasing over all releasing values, the seven motives of the genuine *trochilus* song (Abb. 2 a, 24, 25) investigated are 1-2-3-6-4-5-7 (in order of decreasing KZW: 1-3-6-4-2-5-7; decreasing LZW: 2-1-3-6-4-5-7). The greatest LZW is produced by those parts of the song which lie at about 5 kHz (in the second half of the song, those near 3 kHz). Motives which produce good reactions increase their effect through repetition, while those which produce meager reactions remain weak or become even weaker. *Trochilus* recognizes single notes as belonging to its species.

(3) Shortening the song by any process leads to a great loss of LZW as does increasing the time between notes. If the continual alternation in the upper frequency limit of motives or notes in a melody is lacking, the KZW is increased; the LZW is nil.

(4) Enriching the overtones electronically increases the KZW considerably. While an amplitude invariable within a note achieves good reactions, one invariable through a whole song leads to a cessation of all LZW. A distortion of the building-up of the notes increases the KZW and reduces the LZW.

- (5) Lowering the pitch by 30 % increases the KZW considerably, while a 30 % rise increases the LZW. Further raising reduces releasing value.
- (6) A rough reconstruction of the *trochilus* song by unmodulated pure tones achieves the same releasing value as the original song. The lack of frequency modulation within notes is thus compensated for by other song parameters.
- (7) Imitations of the *trochilus* song by four other species achieved a supernormal KZW (more than 100 %), but because of the smaller number of notes a diminished LZW. The "rain-call" ("huit"-form) of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) produced lasting reactions. Songs of other species, however, including that of the Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*), have no effect.
- (8) Simultaneous investigations with stuffed specimens of three other species combined with genuine *trochilus* songs indicate that optical information is not consulted and that the bird figure serves only as a point to which aggressive behaviour is directed. Preparedness to defend a territory is greatest in its center and decreases toward its perimeter.

Literatur

- ABS, M. (1963 a): Field tests on the essential components of the european Nightjar's song. Proc. XIIIth Int. Orn. Congr.: 202—205.
- (1963 b): Vergleichende Untersuchungen an Haubenlerche (*Galerida cristata* L.) und Theklalerche (*Galerida theklae* A. E. BREHM). Bonner Zool. Beitr. 14: 1—128.
- ARMSTRONG, E. A. (1963): A study of bird song. Oxford University Press, London.
- ASCHOFF, J., & R. WEVER (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. J. Orn. 103: 2—27.
- BEER, C. G. (1969): Laughing gull chicks: Recognition of their parents' voices. Science 166: 1030—1032.
- BORROR, D. (1961): Intraspecific variation in Passerine bird songs. Wilson Bull. 73: 57—78.
- BREMOND, J.-C. (1962): Paramètres physiques du chant de défense territoriale du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). C. R. Acad. Sci. 254: 2072—2074.
- (1964): Sur quelques propriétés réactionnelles du motif du signal acoustique de défense territoriale du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*). C. R. Acad. Sci. 259: 3365—3366.
- (1965): Valeur réactionnelle des fréquences acoustiques dans le signal de défense territoriale du rouge-gorge (*Erithacus rubecula*). C. R. Acad. Sci. 260: 2910—2913.
- (1966): Recherches sur la sémantique et les éléments physiques déclencheurs de comportements dans le signaux acoustiques du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). Thèse Paris.
- (1967): Reconnaissance de schémas réactionnels liés à l'information contenue dans le chant territorial du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*). Proc. XIVth Int. Orn. Congr.: 217—229.
- (1968 a): Valeur spécifique de la syntaxe dans le signal de défense territoriale du Troglodyte (*Troglodytes troglodytes*). Behaviour 30: 66—75.
- (1968 b): Recherches sur la sémantique et les éléments vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). La Terre et la Vie 2: 109—220.
- BUSNEL, R.-G., & J.-C. BREMOND (1961): Etude préliminaire du décodage des informations contenues dans le signal acoustique territorial du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). C. R. Acad. Sci. 252: 608—610.
- (1962): Recherche du support de l'information dans le signal acoustique de défense territoriale du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). C. R. Acad. Sci. 254: 2236—2238.

- COFFIN, L. V. B. (1928): Individuality in bird song. *Wilson Bull.* 40: 95—99.
- DAVIS, J. (1958): Singing behaviour and the gonad cycle of the Rufous-sided Towhee. *Condor* 6: 308—336.
- DILGER, W. C. (1956): Hostile behaviour and reproductive isolating mechanisms in the avian genera *Catharus* and *Hylocichla*. *Auk* 73: 313—353.
- GREENEWALT, C. H. (1968): *Bird Song: Acoustics and Physiology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- GROEBBELS, F. (1956): Untersuchung über den morgendlichen Beginn und die abendliche Beendigung der Stimmäußerungen von Vogelarten. *Orn. Mitt.* 8: 61—66.
- GWINNER, E. (1968): Circannuale Periodik als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvögeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und am Waldlaubsänger (*P. sibilatrix*). *J. Orn.* 109: 70—95.
- , und V. DORKA (1965): Beobachtungen an Zilpzalp-Fitis-Mischsängern. *Vogelwelt* 86: 146—151.
- HELB, H.-W. (1969): Methodische Studien zur Analyse der artisolierenden Parameter im Vogelgesang mit Untersuchungen an Fitis (*Phylloscopus trochilus* L.) und Zilpzalp (*Phylloscopus collybita* VIEILL.). Staatsexamensarbeit I. Zool. Inst. Erlangen.
- HINDE, R. A. (1969) (Hrsg.): *Bird Vocalizations. Their relations to current problems in biology and psychology*. University Press, Cambridge.
- HINSCH, K. (1972): Akustische Gesangsanalyse beim Fitis (*Phylloscopus trochilus*) zur Untersuchung der Rolle der Luftröhre beim Singvogelgesang. *J. Orn.* 113: 315—322.
- HUTCHINSON, R. E., J. G. STEVENSON, u. W. H. THORPE (1968): The basis for individual recognition by voice in the Sandwich Tern (*Sterna sandvicensis*). *Behaviour* 32: 150—157.
- KUUSISTO, P. (1941): Studien über die Ökologie und Tagesrhythmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (L.). *Acta Zool. Fenn.* 31: 1—120.
- LANYON, W. E. (1963): Experiments on species discrimination in Myiarchus Flycatchers. *Am. Mus. Nov.* 2126: 1—16.
- MARLER, P. (1952): Variation in the song of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). *Ibis* 94: 458—472.
- , & D. ISAAC (1960 a): Physical analysis of a simple bird song as exemplified by the Chipping Sparrow. *Condor* 62: 124—135.
- (1960 b): Analysis of syllable structure in songs of the Brown Towhee. *Auk* 77: 433—444.
- MAY, D. J. (1947): Observations on the territory and breeding behaviour of the Willow Warbler. *Brit. Birds* 40: 2—11.
- (1949): Studies on a community of Willow Warblers. *Ibis* 91: 24—54.
- OTTO, R. (1970): Analyse der artisolierenden Parameter bestimmter, einander ähnlicher Lautfolgen im Reviergesang von Kohl- und Tannenmeise (*Parus major* L. und *Parus ater* L.). Staatsexamensarbeit I. Zool. Inst. Erlangen.
- PALMGREN, P. (1932): Ein Versuch zur Registrierung der Intensitätsvariation des Vogelgesanges im Laufe eines Tages. *Orn. Fennica* 3: 68—74.
- SALOMONSEN, F. (1945): Notes on the variation and moult in the Willow-Warbler (*Phylloscopus trochilus* L.). *Ark. Zool. Stockholm* 36: 1—13.
- SCHEER, G. (1950): Vom Vogelgesang am frühen Morgen. *Orn. Mitt.* 2: 3—6.
- (1964): Der Frühgesang der Vögel. *Orn. Mitt.* 16: 162—170.
- SCHMITZ, J., & A. MIDDEL (1966): Die Abhängigkeit des Vogelgesanges von der Helligkeit. *Orn. Mitt.* 18: 111—114.

- SCHUBERT, G. (1971): Experimentelle Untersuchungen über die artkennzeichnenden Parameter im Gesang des Zilpzalps, *Phylloscopus c. collybita* (VIEILLOT). Behaviour 38: 289—314.
- , und M. (1969): Lautformen und verwandtschaftliche Beziehungen einiger Laubsänger (*Phylloscopus*). Z. Tierpsychol. 26: 7—22.
- SCHUBERT, M. (1967): Probleme der Motivwahl und der Gesangsaktivität bei *Phylloscopus trochilus* (L.). J. Orn. 108: 265—294.
- (1969 a): Untersuchung über die akustischen Parameter von Zilpzalp-Fitis-Mischgesängen. Beitr. z. Vogelkde. 14: 354—368.
- (1969 b): Erbliche und durch Lernen erworbene Bestandteile im akustischen Repertoire des Fitislaubsängers (*Phylloscopus trochilus trochilus* L.) und ihre Bedeutung für die intraspezifische Kommunikation mit besonderer Berücksichtigung der agitationsauslösenden Komponenten im Artgesang. Diss. Humboldt-Univ. Berlin.¹⁾
- , & J. OEHLEF (1970): Zur Reaktionsweise eines Zeisigs (*Carduelis spinus* L.) auf gefilterte Kontaktrufe. Experientia 26: 898—899.
- SCHWAN, A. (1920): Vogelgesang und Wetter, physikalisch-biologisch untersucht. Pflügers Arch. 180: 341—347.
- (1921—23): Über die Abhängigkeit des Vogelgesanges von meteorologischen Faktoren, untersucht auf Grund physikalischer Methoden. Verh. orn. Ges. Bayern 15: 9—42, 146—186.
- SCHWARTZKOPFE, J. (1963): Vergleichende Physiologie des Gehörs und der Lautäußerungen. Fortschr. Zool. 15: 214—336.
- STEIN, R. C. (1963): Isolating mechanisms between populations of Traill's Flycatchers. Proc. Amer. Philos. Soc. 107: 21—50.
- STRESEMANN, E. & V. (1966): Die Mauser der Vögel. J. Orn. 107, Sonderheft.
- THIFLCKE, G. (1962): Versuche mit Klangattrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumläufer (*Certhia familiaris* L., *C. brachydactyla* BREHM und *C. americana* BONAPARTE). J. Orn. 103: 266—271.
- (1969): Die Reaktion von Tannen- und Kohlmeise (*Parus ater*, *P. major*) auf den Gesang nahverwandter Formen. J. Orn. 110: 148—157.
- (1970): Vogelstimmen. Verständliche Wissensch. Bd. 104.
- , & K. E. LINSENMAIR (1963): Zur geographischen Variation des Gesangs des Zilpzalps, *Phylloscopus collybita*, in Mittel- und Südwesteuropa mit einem Vergleich des Gesanges des Fitis, *Phylloscopus trochilus*. J. Orn. 104: 372—402.
- THÖNEN, W. (1962): Stimmgeographische, ökologische und verbreitungsgeschichtliche Studien über die Mönchsmeise (*Parus montanus* Conrad). Orn. Beob. 59: 101—172.
- THORPE, W. H. (1958): The learning of song patterns by birds with especial reference to the song of the Chaffinch, *Fringilla coelebs*. Ibis 100: 535—570.
- (1961): Bird-Song. The biology of vocal communication and expression in birds. University Press, Cambridge.
- , & P. M. PILCHER (1958): The nature and characteristics of subsong. Brit. Birds 51: 509—514.

¹⁾ Veröffentlichung der Arbeit in zwei Teilen:

- SCHUBERT, M. (1971): Untersuchungen über die reaktionsauslösenden Signalstrukturen des Fitis-Gesanges, *Phylloscopus t. trochilus* (L.), und das Verhalten gegenüber art-eigenen Rufen. Behaviour 38: 250—288.
- (1973): Das akustische Repertoire des Fitislaubsängers (*Phylloscopus t. trochilus*) und seine erblichen und durch Lernen erworbenen Bestandteile. Beitr. z. Vogelkde. (im Druck).

- TODT, D. (1970): Gesangliche Reaktionen der Amsel (*Turdus merula* L.) auf ihren experimentell reproduzierten Eigengesang. Z. vergl. Physiol. 66: 294—317.
- (1971): Zur gesanglichen Reaktion der Schmärtzerdrossel *Cossypha heuglini* Hartlaub. Behaviour 38: 146—153.
- TRETZEL, E. (1964): Über das Spotten der Singvögel, insbesondere ihre Fähigkeit zu spontaner Nachahmung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Kiel: 556—565.
- (1965): Artkennzeichnende und reaktionsauslösende Komponenten im Gesang der Heidelerche (*Lullula arborea*). Verh. Deutsch. Zool. Ges. Jena: 367—380.
- TSCHANZ, B. (1968): Trottelummen. Die Entstehung der persönlichen Beziehungen zwischen Jungvogel und Eltern. Z. Tierpsychol. Beiheft 4.

Anhang

Tabelle 2: Die reaktionsauslösende Wirkung der untersuchten Klangattrappen

Die ersten beiden Ziffern der Attrappen-Nummer geben die zugrundeliegende Originalstrophe an, die beiden Ziffern nach dem Schrägstrich stellen fortlaufende Kennzeichnungen dar. Nach der Kurzbeschreibung der Attrappe folgen die Werte

- des Reaktions-Quotienten (RQ; auch prozentual zum Wert der Originalstrophe 11)
- Kurzzeitwirkung der Attrappe,
- der Strophenabstandsverkürzung (V/H; auch prozentual zum Wert der Originalstrophe 11) = Langzeitwirkung der Attrappe,
- der Zahl verschiedenartiger Reaktionen pro Versuch (RM) und
- der prozentualen Häufigkeit reaktionslos gebliebener Versuche (kR).

Tab. 2,1: Veränderung des Strophenaufbaus

Attr.	Beschreibung	RQ = %	V/H = %	RM	kR %
a) Originalstrophe und Doppelstrophe					
11	Fitis-Originalstrophe	138,9 = 100	1,47 = 100	2,79	8,7
11/25	Originalstrophe, mit 3—6 sec Abstand 10fach gereiht	286,4 = 206	1,45 = 96	9,00	0
17/11	Doppelstrophe 1 (37 Elemente)	283,3 = 204	1,30 = 62	9,00	0
17/12	Doppelstrophe 2				
	1. Hälfte (E 1—14)	185,0 = 133	1,42 = 90	5,50	0
17/13	Doppelstrophe 2				
	2. Hälfte (E 15—27)	177,4 = 128	1,39 = 82	3,00	0
b) Strophenhälften					
11/15	1. Strophenhälfte (E 1—10)	147,7 = 106	1,27 = 56	3,50	0
11/16	2. Strophenhälfte (E 11—20)	151,7 = 109	1,06 = 12	3,39	10,2
16/12	1. Hälfte Fitisstrophe u. 2. Hälfte Zilpzalpstrophe	50,0 = 36	1,12 = 24	2,67	0
16/11	1. Hälfte Zilpzalpstrophe u. 2. Hälfte Fitisstrophe	10,3 = 8	1,01 = 2	1,67	0
11/17	1. Hälfte in normaler u. verkehrter Elementfolge (E 1—10 u. 10—1)	145,9 = 105	1,42 = 90	3,40	0
11/18	2. Hälfte in normaler u. verkehrter Elementfolge (E 11—20 u. 20—11)	112,0 = 81	1,23 = 48	3,00	0
11/19	1. Hälfte in verkehrter u. normaler Elementfolge (E 10—1 u. 1—10)	174,0 = 125	1,83 = 176	4,00	0
11/20	2. Hälfte in verkehrter u. normaler Elementfolge (E 20—11 u. 11—20)	150,0 = 108	1,56 = 118	4,00	0

Attr.	Beschreibung	RQ = ‰	V/H = ‰	RM	kR ‰
c) Umstellungen des Strophenvorlaufs					
11/14	Strophenhälften vertauscht (E 11—20 u. 1—10)	247,0 = 178	1,25 = 52	6,00	0
11/21	Phrasen vertauscht (Ph. 6, 3, 7, 1, 5, 2, 4)	135,6 = 98	1,66 = 138	3,70	5,0
13/14	Elemente in verkehrter Reihen- folge (E 20, 19, 18, ...)	139,2 = 100	1,26 = 54	3,65	2,1
11/22	Auflösung der Phrasen durch variierte Elementfolge (E 20, 1, 19, 2, 18, 3, 17, 4, 16, 5, 15, 6, 14, 7, 13, 8, 12, 9, 11, 10)	109,4 = 79	1,14 = 28	2,74	13,1
11/23	Elemente möglichst unnatürlich vertauscht (E 8, 14, 4, 9, 5, 16, 19, 11, 6, 15, 10, 3, 13, 18, 12, 1, 17, 7, 2,)	199,0 = 143	2,04 = 220	5,31	0
d) Strophenteile und Phrasen					
12/13	E 1—4	69,5 = 50	1,40 = 86	2,33	22,2
12/12	E 5—7	130,2 = 94	2,18 = 250	3,69	6,2
12/11	E 1—8	166,2 = 120	2,26 = 268	4,95	9,0
14/12	Phrase 5 (4 E)	174,2 = 126	1,75 = 158	5,11	0
14/11	Phrase 5 u. 6 (6 E)	178,8 = 129	1,80 = 170	5,30	0
13/15	E 9—12, 3fach gereiht	79,7 = 57	1,40 = 86	2,30	10,0
13/16	E 9, 11, 10, 12, 4fach gereiht	76,7 = 55	1,35 = 68	2,08	15,3
13/17	E 9—10, 7fach gereiht	107,1 = 77	1,18 = 36	2,68	22,7
13/18	E 11—12, 7fach gereiht	115,0 = 83	1,24 = 50	2,55	9,0
13/20	E 13—16	122,0 = 88	1,27 = 56	2,67	0
13/19	E 13—16, 5 fach gereiht	56,7 = 41	1,22 = 44	1,60	40,0
13/22	E 13—16, durch Verdoppelung der Elementabstände gedehnt	48,0 = 35	1,03 = 6	1,50	50,0
13/21	wie 13/22, 3fach gereiht	121,0 = 87	1,36 = 74	3,50	0
e) Reihungen einzelner Phrasen					
11/31	E 1—4, 5fach gereiht	263,0 = 189	1,68 = 142	7,00	0
11/32	E 5—7, 5fach gereiht	131,1 = 95	1,77 = 162	3,29	0
11/33	E 8—10, 5fach gereiht	166,7 = 120	1,58 = 122	3,00	0
11/34	E 11—12, 5fach gereiht	140,8 = 101	1,45 = 96	2,60	0
11/35	E 13 u. 15, 5fach gereiht	81,3 = 59	1,42 = 90	2,75	0
11/36	E 14, 16 u. 17, 5fach gereiht	155,3 = 112	1,57 = 120	3,33	0
11/37	E 18—20, 5fach gereiht	31,6 = 23	1,32 = 66	1,80	0

Tab. 2,2: Zeitliche Änderung der Strophlänge

Attr.	Beschreibung	RQ = ‰	V/H = ‰	RM	kR ‰
a) Zeitlich verkürzte Strophen durch Entfernen von Elementen					
13/11	Alle ungeradzahlg. Elemente beibehalten (E 1, 3, 5, ...)	119,2 = 86	1,15 = 30	3,31	5,5
13/12	Alle geradzahlg. Elemente beibehalten (E 2, 4, 6, ...)	111,8 = 81	1,26 = 54	2,00	0
11/13	Fallende Linie der maximalen Elementfrequenz (E 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 11, 12, 14, 16, 17)	160,1 = 116	1,01 = 2	3,85	7,6

Attr.	Beschreibung	RQ = %	V/H = %	RM	kR %
b)	Technische Verkürzung der Strophendauer (ohne Veränderung der Frequenz)				
11/55	Ca. 30 % schnellerer Strophenablauf	128,4 = 93	1,04 = 8	5,00	0
11/56	50 % schnellerer Strophenablauf	138,3 = 99	1,18 = 36	4,00	0
c)	Zeitliche Verlängerung der Strophe und Einbau von Gesangsteilen des Zilpzalp				
13/13	Doppelte Strophenlänge durch Dehnung der Elementabstände	132,2 = 95	1,26 = 54	3,21	5,1
11/24	Gedehnte Teilstrophe mit Dazwischenschaltung von Zilpzalp-Elementen (F 8, Z 8, F 9, Z 9, ...)	39,6 = 21	1,08 = 16	0,79	63,8

Tab. 2,3: Zur Bedeutung der Intensität
Elektronische Synthese des Fitisgesangs durch Sinuston

Attr.	Beschreibung	RQ = %	V/H = %	RM	kR %
11/53	Obertonreicher harmonischer Klang mit möglichst genauem Tonhöhen- u. Pegelverlauf	248,7 = 179	1,46 = 98	6,67	0
11/50	Natürlicher Frequenz- u. Pegelverlauf (mit Aussteuerung bis -4, -6 u. -10 dB)	173,2 = 125	1,54 = 114	4,40	0
11/51	Etwa gleichbleibender Pegel innerhalb jedes einzelnen Elements	173,2 = 125	1,60 = 126	4,60	0
11/52	Etwa gleichbleibender Pegel während der ganzen Strophe	137,5 = 99	1,01 = 2	4,50	0
11/54	Abgeänderte Einschwingvorgänge der Elemente	180,5 = 130	1,23 = 48	6,00	0

Tab. 2,4: Veränderung der Strophenfrequenz
(technisch, d. h. ohne Änderung des Tempos)

Attr.	Beschreibung	RQ = %	V/H = %	RM	kR %
11/57	Ca. 30 % erniedrigte Strophenfrequenz	258,7 = 186	1,47 = 100	6,67	0
11/58	Ca. 30 % erhöhte Strophenfrequenz	127,0 = 91	1,57 = 120	4,00	0
11/59	50 % erhöhte Strophenfrequenz	80,0 = 58	1,34 = 70	3,00	0

Tab. 2,5: Zur Bedeutung der Elementform
Nachbildung des Fitisgesangs durch Tongenerator

Attr.	Beschreibung	RQ = %	V/H = %	RM	kR %
11/41	Elemente durch Berechnung ihres Frequenzmittelwertes als unmodulierte Sinustöne; E-Abstände wie in der Originalstrophe (Cuttern: 45°-Schnitte)	163,9 = 118	1,44 = 94	4,00	0
11/42	wie 11/41, aber: (Cuttern: 90°-Schnitte)	155,3 = 112	1,20 = 40	4,00	0

Tab. 2,6: Der Einfluß von Lautäußerungen artfremder Vögel

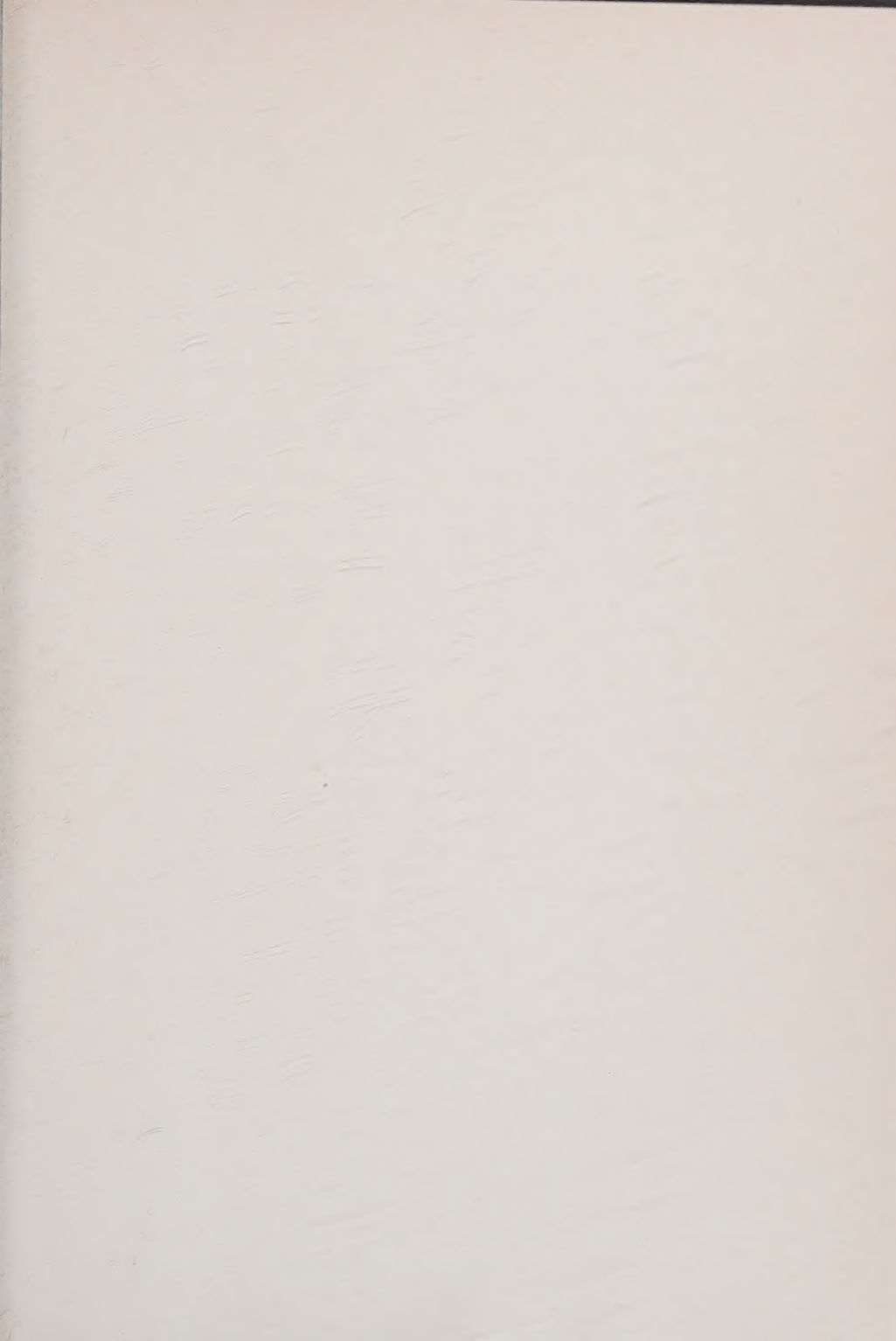
Attr.	Beschreibung	RQ = ‰	V/H = ‰	RM	kR ‰
a) Imitationen des Fitisgesangs durch andere Vogelarten					
18/11	Rotkehlchen	162,2 = 117	1,01 = 2	3,00	25,0
20/11	Gartenrotschwanz	182,7 = 132	1,23 = 48	4,00	0
19/11	Sumpfrohrsänger	189,4 = 136	1,29 = 60	5,13	0
20/12	Schamadrossel (Imitation 1: 15 E)	171,6 = 124	1,46 = 98	5,80	0
20/13	Schamadrossel (Imitation 2: 10 E)	195,5 = 141	1,82 = 174	7,00	0
b) Regenruf des Buchfinken (dem Erregungsruf des Fitis ähnliche Form)					
15/11	„Regenruf“ des Buchfinken, 2fach (in natürlichem Abstand)	113,0 = 82	1,63 = 132	3,10	0
c) Wahl- und Kontrollversuche mit Gesängen revierfremder Vogelarten (Einzelstrophen und Gesangsausschnitte von ca. 30 sec Dauer)					
21/11	Blauehlchen	0 = 0	1,00 = 0	0	100
22/11	Goldammer	0 = 0	1,00 = 0	0	100
23/11	Rotkehlchen	8,4 = 6	1,00 = 0	0,15	97
24/11	Zilpzalp	0 = 0	1,00 = 0	0	100

Abkürzungen

Folgende Abkürzungen finden Verwendung:

Attr.	= Klangattrappe
B	= Bewegung
B 1—8	= Bewegungsreaktionen (s. S. 173)
E	= Element
F	= Flug
F 1—6	= Flug-Reaktionen (s. S. 172)
G	= Gesang
G 1—10	= Gesangs-Reaktionen (s. S. 172)
HT	= Haupttest (s. S. 150)
kR	= keine Reaktion (s. S. 153)
L	= Laut
L 1—4	= Laut-Reaktionen (s. S. 173)
LS	= Lautsprecher
NT	= Nachtest (s. S. 150)
RH	= Reaktions-Häufigkeit (s. S. 152)
RM	= Reaktions-Mittel (s. S. 153)
RQ	= Reaktions-Quotient (s. S. 152)
SA	= Strophenabstand (s. S. 152)
SB	= Singbaum
V/H	= Vortest/Haupttest (s. S. 152)
VT	= Vortest (s. S. 150)
Vt.	= Versuchstier

Anschrift des Verfassers: Fachbereich Biologie der Universität Trier-Kaiserslautern,
6750 Kaiserslautern, Postfach 3049.





LEBENS LAUF

Am 15.12.1941 wurde ich, Hans-Wolfgang Helb, als Sohn des Dipl.-Ing. Hans Helb und seiner Ehefrau Erika, geb. Wiebe, als erstes von vier Kindern in Chemnitz/Sachsen geboren.

Die Flucht im Jahre 1945 führte uns nach Hof/Saale. Hier besuchte ich von 1948-1952 die Volksschule und von 1952-1961 das Humanistische Gymnasium. Nach dem Abitur und einem sechswöchigen Maschinenbaupraktikum wurde ich am 01.10.1961 zum Wehrdienst (zwei Jahre) einberufen.

Im WS 1963/64 begann ich an der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen das Studium der Fächer Biologie, Chemie und Geographie für das Lehramt an Gymnasien. Im Herbst 1969 legte ich hier das wissenschaftliche Staatsexamen in Biologie und Chemie ab. Die Zulassungsarbeit fertigte ich in Zoologie bei Prof.Dr. E.Tretzel über ein bioakustisches Thema an. Der Erweiterungsprüfung in Geographie unterzog ich mich im Frühjahr 1970.

Am 23.05.1969 heiratete ich Fräulein Dr.med.Elisabeth Heller in Neustadt/Aisch, meinem Wohnsitz von 1969-1972.

Vom 02.02.1970 bis 31.01.1972 leistete ich im Bayerischen Staatsdienst die Referendarzeit am Hardenberg-Gymnasium in Fürth ab. Dabei erwarb ich auch die Lehrbefähigung für Physik (Mittelstufe). Nach Ablegen des pädagogischen Staatsexamens und der Ernennung zum Lehramtsassessor trat ich in den Dienst des Landes Rheinland-Pfalz über. Gleichzeitig schloß ich unter der Anleitung von Prof.Dr. E.Tretzel die vorliegende Dissertation ab.

Meine Lehrer am Zoologischen Institut in Erlangen waren die Professoren Dr.H.-J.Stammer, Dr.W.Neuhaus, Dr.W.Wunder, Dr.E.Tretzel, Dr.G.Osche, Dr.D.Matthes, Dr.R.Siewing, Dr. H.Remmert und Dr.H.Korn.

Seit Februar 1972 bin ich als Akademischer Rat an der Universität Trier-Kaiserslautern in Kaiserslautern im Fachbereich Biologie tätig (Allgemeine Zoologie; Arbeitsrichtung Bioakustik, Ethologie, Ökologie).

